МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
КАБАРДИНО-БАЛКАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. Х.М. БЕРБЕКОВА

Х.А. Кетенчиев, С.Г. Козьминов, Т. Х. Гогузоков

НАСЕКОМЫЕ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ (БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЗООГЕОГРАФИЯ)

ЧАСТЬ I. СТРЕКОЗЫ (ODONATA) И МУХИ-СИРФИДЫ (DIPTERA; SYRPHIDAE)

Рекомендовано Редакционно-издательским советом
университета в качестве учебного пособия

НАЛЬЧИК 2002

УДК 595.733
ББК 28.691.892.21

Рецензент:
кандидат биологических наук, доцент кафедры разведения и генетики
Кабардино-Балкарской государственной сельскохозяйственной академии
З.М. Маршенкулов

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г., Гогузоков Т. Х.
Насекомые средиземноморья (биоразнообразие, зоогеография). Часть I. Стрекозы (odonata) и мухи-сирфиды (diptera; syrphidae). – Нальчик: Каб.-Балк. ун-т, 2002. – 107 с.

В учебном пособии рассматриваются вопросы зоогеографии, распространения стрекоз и сирфид, их экология и биология.

Издание предназначено для использования при проведении занятий в группах дополнительного образования в РДТ и организации научно-исследовательской работы учащихся школ республики в НОУ «Сигма», а также при чтении лекций и проведении лабораторно-практических занятий по спецкурсам «Экология и география стрекоз», «Экология и география мух-журчалок». Книга будет полезна и профессиональным энтомологам, экологам и другим специалистам, сталкивающимся с необходимостью определения или получения справочной информации о представителях региональной фауны.

УДК 595.733
ББК 28.691.892.21

© Кабардино-Балкарский государственный
университет им. Х.М. Бербекова, 2002

ВВЕДЕНИЕ

Поразительной особенностью насекомых является необычайное разнообразие их форм. В настоящее время установлено около 1 млн. видов насекомых, но в действительности их существует, вероятно, не менее 1,5 млн. Ежегодно открывают до 7-8 тыс. новых видов насекомых, особенно в малообследованных областях и тропиках. В умеренных широтах видовой состав насекомых не так велик, зато огромна масса насекомых. Насекомые встречаются и в зоне вечных снегов Гималаев, и в пустыне Намиб в Южной Африке, где не бывает дождя и нет растений. В пещерах встречаются слепые жуки. Личинки многих насекомых паразитируют под кожей, в тканях, в полостях тела животных. Чрезвычайно богат и разнообразен мир почвенных насекомых (Бей-Биенко, 1980).

В России водится до 100 тыс. видов насекомых, но фактическое число известных представителей значительно меньше названной цифры. В целом число видов насекомых превышает число видов всех остальных животных и всех растений, взятых вместе.

Каждый вид обладает неповторимым сочетанием свойств и признаков, т.е. имеет только ему присущую специфику. Насекомые достигли поистине бесконечного разнообразия морфологических и биологических черт, приспособительных особенностей, связей с другими организмами. В целом органическая природа воплотила в мир насекомых самое большое число форм жизни и самое большое число форм участия в круговороте веществ, которое не сравнимо ни с одним из классов животных и растений.

Мир людей и мир насекомых взаимосвязаны. Эта зависимость проявляется как в мелочах (курьезных случаях), так и в обстоятельствах, порождающих колоссальный вред, который приносит армада насекомых сельскохозяйственному производству. Совершенство же морфофизиологических свойств тела насекомых, с точки зрения современной техники, создает перспективы использования открываемых принципов в технике и инженерном искусстве на основе бионики – науки об использовании в названных отраслях принципов работы разнообразных органов животных и растений.

Основными элементами жизненной обстановки насекомого (экологическими факторами) являются: климат, почва, растительность, другие животные и человек. Из климатических условий главными являются тепло и влага, меньшее значение имеют ветер и свет. Важно не только количество тепла или влаги, получаемое данным местом в течение года (определяемое средней температурой и количеством осадков), но и распределение этих условий в течение года. Благоприятным является жаркое, хотя бы и короткое лето, тогда как суровая зима играет меньшую роль. Важна и комбинация климатических условий, которая регулирует испарение, ту фактическую влажность, в которой живет насекомое. Тот или иной состав почвы, затенение, положение местности в котловине, на вершине, на склоне, обращенном

на север или юг (экспозиция склона), делают то, что условия нагревания и испарения могут оказаться различными даже в узких пределах, отдельные участки обладают разным микроклиматом (Определитель насекомых, 1933).

Благодаря разной комбинации экологических факторов, происходящей в природе, всякая местность представляет собой пеструю смену мелких участков, обладающих сходными природными условиями и находящихся в одной стадии восстановления после разрушительного воздействия на них человека. Такие участки, характеризующиеся сходной растительностью, называются стациями или биотопами. В соответствии с этим можно различать лесные, луговые, кустарниковые и т.д. стации.

Чем пестрее смена стаций, тем фауна богаче и разнообразнее. Там, где дуют сильные ветры, большое значение имеет защищенность данного места, особенно для летучих видов. Поэтому много бывает насекомых, особенно бабочек, в закрытых горных долинках, на полянах среди леса и т. п.

В пределах одной стации разные виды живут не повсюду, каждый из них занимает свою микростацию, отдельные виды живут на стволе дерева, на его ветвях, на листьях и внутри их (притом иногда только на отдельно стоящих деревьях, но не в лесу), в почве, на ее поверхности, под листьями, в траве и внутри различных травянистых растений, во мху, в грибах древесных и наземных, в навозе, на падали более или менее свежей, в том числе и на совсем высохшей, внутри или на разных животных и на человеке, в гнездах, норах, домах, амбарах, складах и т.д.

Каждое насекомое имеет свое определенное время деятельности, когда оно легче всего попадается на глаза. Большинство мух, перепончатокрылых, дневные бабочки летают днем, тогда как огромное большинство бабочек, многие жуки, уховертки, клопы летают ночью или в сумерках. Поэтому интересны для собирателя места дневного покоя таких насекомых – камни, доски, под которыми прячутся жуки, стволы деревьев, кусты, заборы, дома, кучи листьев, куда забираются ночные бабочки. Разбросанность таких мест благоприятна для собирателя – доска, положенная там, где некуда больше спрятаться, концентрирует чуть не всю фауну, нуждающуюся в укромном месте на день.

Для насекомых характерны те или другие изменения в строении тела после выхода из яйца: взрослое (половозрелое) насекомое всегда чем-нибудь отличается от молодого.

В простейшем случае различия между взрослым насекомым и молодыми стадиями сводятся, помимо величины, к некоторым различиям в окраске (обычно более темной у взрослых форм), незначительным отличиям в форме тела, количестве и расположении волосков и т.п. В этих случаях обыкновенно говорится, что у таких насекомых превращение отсутствует, хотя правильнее называть означенные изменения, как бы незначительны они ни были, эпиморфозом, понимая под этим постепенные изменения в орга-

низме членистоногого животного при его постэмбриональном развитии, связанные с процессом линьки.

Число сегментов тела у большинства таких насекомых после выхода из яйца не изменяется. Исключение представляет лишь отряд мелких низших насекомых – бессяжковые (Protura), у которых с возрастом число члеников тела (на заднем конце брюшка) с линьками постепенно увеличивается; такое развитие носит название анаморфоза.

Насекомые с метаморфозом имеют уже настоящих личинок (larva), то есть молодых, более или менее резко отличающихся от взрослых. Они разделяются на две группы:

1). Такие насекомые, у которых крылья развиваются постепенно, как при эпиморфозе; к ним относятся отряды: стрекозы (Odonata), поденки (Agnatha), веснянки (Plecoptera) и сем. цикадовых (Cicadidae в отряде Homoptera). Личинки первых трех групп живут в воде, резко отличаются от взрослых форм наличием трахейных жабр и рядом других особенностей; личинки же цикад живут в земле, отличаясь от взрослых копательными ногами и другими особенностями. Такое превращение называется неполным. Предпоследняя стадия развития (при эпиморфозе), которая после линьки дает уже взрослое насекомое, называется «нимфа».

2). Такие насекомые, у которых наблюдается особенно резкая разница в организации молодых и взрослых. Личинки их обыкновенно червеобразны, имеют всегда жующие ротовые части, в то время как многим взрослым этой группы свойственны лижущие, сосущие или колющие ротовые части; у них могут быть не только грудные ноги, но и брюшные ложные ноги в виде нерасчлененных выростов или личинки могут быть совершенно безногими. Зачатки крыльев (имагинальные диски) находятся у них под кожей и не видны снаружи.

После ряда линек у них наступает стадия, в которой они не принимают пищу и не совершают передвижений в пространстве – куколка (pupa). Куколка резко отличается по своей организации от последней личиночной стадии и значительно приближается ко взрослому насекомому. После линьки она превращается во взрослое насекомое (imago). Такое превращение называется обыкновенно полным.

Среди множества беспозвоночных животных стрекозы издавна привлекают к себе особое внимание. Необычно крупные для насекомых размеры, стремительный виртуозный полет, изящество форм яркого тела, слюдяной блеск прозрачных крыльев приковывают взор неравнодушного человека. Невольно рождается желание понаблюдать за этими грациозными существами, узнать их названия и повадки. И тем, кто присмотрится к стрекозам поближе, откроется целый удивительный мир.

Отряд стрекоз занимает особое положение в классе насекомых. Прежде всего их отличает высокая морфологическая специализация, благодаря

которой стрекоз относят к особому отделу или инфраклассу, противопоставленному всем остальным крылатым насекомым. Стрекозы – одна из древнейших групп наземных членистоногих. Ископаемые остатки стрекозоподобных обнаружены в геологических отложениях каменноугольной эпохи, имеющих возраст свыше 350 миллионов лет. Палеозойские стрекозы имели вполне современный облик, хотя некоторые их представители достигали в размахе крыльев почти метровых размеров. Несмотря на древность, стрекозы обладают многими чертами биологического прогресса, такими как всесветное распространение, видовое многообразие (около 6 тысяч рецентных видов), обилие в водных и околоводных биоценозах умеренных и южных широт. Стрекозы почти безраздельно занимают экологическую нишу воздушных хищников, играя важную для человека роль в снижении численности кровососущих насекомых. Чередование водной и наземной фаз развития при большой биомассе стрекоз обусловливают их существенный вклад в круговорот вещества и энергии в биогеоценозах.

Стрекозы служат модельным объектом для разнообразных биологических исследований. При работе с ними были получены многие интересные результаты в области экологии и физиологии животных, этологии, зоогеографии и целого ряда других научных дисциплин. Изучение стрекоз открывает широкие перспективы для использования особенностей их строения и функций в решении инженерных задач. В частности, конструктивные особенности крыла стрекозы и принцип действия её зрительного аппарата уже нашли практическое применение в авиации и некоторых других технических областях. Данные о составе и распределении комплексов видов стрекоз служат важным источником информации при биоиндикации качества природных вод. Следует отметить и роль стрекоз как носителей уникального генофонда, что побудило взять под охрану редкие виды этих насекомых и включить их в международную и многие региональные Красные книги (в том числе и красную книгу КБР).

Все эти причины объясняют повышенный интерес к стрекозам многих специалистов. Раздел энтомологической науки, связанный с изучением стрекоз, получил название одонатологии, образованное от латинского названия отряда стрекоз – Odonata, что означает «зубастые». Это название стрекозы получили благодаря острым зубовидным выростам на челюстях. С одонатологией – наукой о стрекозах – в настоящее время связано более 700 исследователей более чем из 70 стран мира. Для улучшения координации одонатологических исследований и повышения их эффективности в 1971 году было создано Международное общество одонатологов – The Societas Internationalis Odonatologica (S.I.0.) со штаб-квартирой при Утрехтском университете в Нидерландах. Общество издает свой журнал «Odonatologica» и регулярно проводит представительные симпозиумы в разных странах мира. Создание международного общества и его печатного органа резко повысило интерес к одо-

натологии. Во многих странах были созданы национальные отделения S.I.0., начавшие публиковать свои периодические издания. В 1998 году по инициативе зоологов Кабардино-Балкарского университета и Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской Академии наук создано Российское отделение S.I.0.

Интерес кавказских зоологов к отряду Odonata не случаен. Исторически сложилось так, что из всех крупных и самобытных регионов нашей страны Кавказ оказался наименее изученным в одонатологическом отношении. Это связано как с острым дефицитом специалистов, так и с объективными трудностями изучения насекомых Кавказа, расположенного на своеобразном зоогеографическом перепутье самых разнообразных фаун. Здесь на сравнительно ограниченном пространстве можно встретить совместно летающие эфиопские и сибирские, европейские и центральноазиатские виды стрекоз. С Кавказа описано несколько эндемичных видов и форм этих насекомых. Несмотря на то что кавказским стрекозам посвящено несколько десятков публикаций и сложилось общее представление о самобытной одонатофауне региона, остается множество неясных вопросов о статусе многих видов, их территориальном распределении, особенностях жизненных циклов и экологии стрекоз в своеобразных горных условиях.

В настоящее время в составе кавказской одонатофауны зарегистрировано 86 видов, 11 из них представлено в пределах Кавказа двумя и более (до 6) подвидами, так что общее число подвидов достигает 27. Есть основания считать, что список этот далеко не полный и можно ожидать пополнения кавказской одонатофауны еще по крайней мере десятком видов (Кетенчиев, Харитонов, 1998).

Сведения о составе фауны кавказских стрекоз накапливались в литературе на протяжении полутора веков. Первые упоминания о стрекозах Кавказа появились в работах преимущественно европейских авторов в середине XIX в. Так, Коленати (Kolenati, 1846) приводит 4 вида, Хаген (Hagen, 1856) – 13 видов, в том числе довольно редкий для региона – Libellula fulva. Одна из значительных работ прошлого века принадлежит В. Ульянину (1869), опубликовавшему список 24 видов стрекоз из разных мест Кавказа. Заслуживают упоминания статьи Сели Лоншана (Selys Longchamps, 1887) и Г.И. Радде (1899), включающие в список 18 видов. Но большинство работ прошлого века содержат лишь отрывочные сведения и не представляют существенного интереса.

В начале двадцатого столетия была опубликована статья А. Браунера (1903) с небольшими списками стрекоз, собранных между Новороссийском и Адлером. В этот же период начинает исследование одонатофауны Кавказа А.Н. Бартенев (1909), внесший существенный вклад в изучение стрекоз региона. Первые обстоятельные сборы одонатологических материалов (29 видов) проведены им летом 1907 г. на Карском плато. Затем А.Н. Бартенев (1910, 1912а) обрабатывает частную коллекцию барона О.В. Розена, собран-

ную в юго-западной части Кубанской области, и коллекции Кавказского музея в Тифлисе. В последующие годы А.Н. Бартенев обследует сам и обрабатывает сборы других исследователей из Закавказья (1912б, 1919, 1929), Кавказских Минеральных Вод (1915), окрестностей Сигнахи (1916а), Ростова-на-Дону (1916б), Ставропольской губернии (1921), окрестностей Нальчика (1918), Тбилиси (1928) и других мест. В общей сложности около 30 его работ полностью посвящены или содержат материалы по одонатофауне собственно Кавказа, Предкавказья и Закавказья. Многие труды ученого содержат не только фаунистические списки с замечаниями по систематике, но и ценные наблюдения по биологии стрекоз. Так, в 1921 г. в окрестностях Старой Мацесты он впервые в мировой одонатологии применил протоколирование репродуктивного поведения стрекоз (Бартенев, 1924). В Грузии им изучена фенология и проанализированы периоды лета имаго (Бартенев, 1930а).

Большие заслуги в изучении одонатофауны Закавказья принадлежат Н.Н. Акрамовскому. В статье о стрекозах Нахичеванской республики (1939) приводится 23 вида и подвида. В обстоятельной работе по Армении (1948) опубликован аннотированный список 47 видов, дан зоогеографический анализ фауны, описаны новые для науки подвиды Agrion (=Calopteryx) splendens erevanse и Sympetrum flaveolum austrinum. В серии "Животный мир СССР" (1958а) Н.Н. Акрамовский – автор раздела по стрекозам Кавказа. В нем упоминается 47 видов, дан анализ их распространения, краткие сведения об экологии с учетом вертикальной поясности горной страны. В этом же году Н.Н. Акрамовский (1958б) опубликовал описание личинки стрекозы Onychogomphus flexuosus, а в 1964 г. – дополнение к фауне стрекоз Восточного Закавказья, увеличив список одонатофауны Армении еще на восемь видов. Н.Н. Акрамовский первым в нашей стране поставил вопрос о необходимости охраны стрекоз, выделил особо интересные виды Кавказа и Закавказья и попытался проанализировать их распространение по охраняемым территориям (1975а-в). Материалы по фауне стрекоз высокогорья Кавказа были заметно пополнены работами Е.С. Шенгелия (1953, 1964, 1966; Akramowski, Schengelia, 1967).

Помимо упомянутых авторов небольшие работы по одонатофауне региона принадлежат Ю.М. Колосову (1915) – по Кубанской области, П.В. Виноградову (1926, 1928) – по Ставропольскому краю, Г.В. Артоболевскому (1929, 1930) – по Дагестану и экологии стрекоз Теберды, Ш. Акопян (1939) – по личинкам стрекоз окрестностей Еревана, А.В. Богачеву (1937, 1951) – по Азербайджану, А.Н. Поповой (1928, 1947) – по сборам Северо-Кавказской гидробиологической станции и описанию личинки Epallage fatime, А.Л. Бенингу и А.Н. Поповой (1947) – по р. Занге. Зоогеографический анализ одонатофауны Кавказа на основе всех известных литературных данных дан Б.Ф. Белышевым и А Ю. Харитоновым (1983). Список из 30 видов, собранных в разных пунктах Грузии, был опубликован Г. Бютлером (Beutler, 1987).

На протяжении последнего десятилетия изучение стрекоз Кавказа проводится сотрудниками кафедры зоологии КБГУ. На кафедре выполнена и выполняется серия исследований по фауне и экологии стрекоз Северного Кавказа. Часть полученных результатов опубликована (Харитонов, 1991; Кетенчиев, Козьминов, 1997, 1998а, 1998б, 1999, 2000, 2001а, б; Козьминов, Кетенчиев, 1997, 1998а, 1998б, 1999, 2000, 20001а, б; Козьминов, Попова, 1998; Козьминов, Гогузоков, Гогутлова, 1999; Кетенчиев и др., 1999; Козьминов, 1999, 2000).

Изучение мух-журчалок (Syrphidae) Кавказа представляет значительный интерес со многих точек зрения. Прежде всего, почти все виды Syrphidae являются в высокой степени активными опылителями цветковых растений, в особенности плодовых и других розоцветных, а также всевозможных зонтичных. (Весьма существенно значение личинок Syrphidae как истребителей тлей и других мелких насекомых. Наконец, некоторые виды Syrphidae имеют отрицательное для человека значение как синантропы-переносчики инфекционных начал (некоторые Eristalis) или же как вредители культурных растений (некоторые Eumerus). Весьма велико значение Syrphidae еще с одной точки зрения – как ландшафтных насекомых, характеризующих те или иные условия обитания.

Назначение данного пособия – дать начинающим исследователям классифицированную информацию о стрекозах и мухах-сирфидах. Книга будет полезна и профессиональным энтомологам, экологам и другим специалистам, сталкивающимся с необходимостью определения или получения справочной информации об экологии и биологии, распространении представителей региональной фауны.

Пособие предназначено для студентов, специализирующихся по кафедре зоологии, для подготовки к спецкурсам: «Экология и география стрекоз», «Экология и география мух-журчалок».

ГЛАВА I. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ (ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ)

Изучением живой оболочки нашей планеты – биосферы – занимаются многие науки, и это вполне понятно. Ведь от глубокого познания структуры и функций биосферы зависит разумное использование ее ресурсов, необходимых для благополучия и самого существования человечества. Поскольку биосфера объединяет живые организмы и среду их обитания, она в первую очередь изучается фундаментальными биологическими науками – ботаникой, зоологией, микробиологией (Лопатин, 1980). Вместе с тем наблюдается тесный контакт наук о Земле, а зачастую осуществляется комплексный подход при решении ряда проблем. Так, изучение давно подмеченной неоднородности биосферы, обусловленной, прежде всего, климатическими и географическими факторами, потребовало объединения усилий биологов и географов. В результате возникла наука биогеография, задачей которой является изучение местных особенностей биосферы в разных районах земного шара. Одно из определений биогеографии принадлежит А. Г. Воронову (1963): «Биогеография – наука о растительном покрове и животном населении различных частей земного шара».

Неотъемлемую часть биогеографии составляет зоогеография – наука, изучающая распространение животных на земном шаре и устанавливающая общие закономерности этого распространения. Основным объектом зоогеографии служит фауна, иначе говоря, исторически сложившаяся совокупность видов животных, населяющих какую-нибудь область (будь то целый материк, остров или любой географический район) и входящих во все ее биогеоценозы. Кроме того, зоогеография изучает и ареалы, т.е. области распространения отдельных видов, родов или других систематических групп животных. Зоогеография, как считает зоогеограф О. Л. Крыжановский (1976), – прежде всего, каузальное изучение ареалов и фаунистических комплексов, и поэтому она представляет важную отрасль современной зоологии.

Общеизвестно, что животный мир тундры резко отличается от животного мира широколиственного леса, пустыню населяют одни виды, а тайгу – другие, наконец, в океане мы встречаем совершенно особые формы, не живущие на суше. Это объясняется разными условиями среды обитания, в первую очередь климата и растительности. Однако есть ряд отличий в характере фаун, объяснить которые только особенностями среды обитания нельзя. К примеру, области влажных тропических лесов Южной Америки, Африки и Азии с одинаковым климатом и очень сходным типом растительного покрова населяют разные фауны. Один из крупных зоогеографов Ф. Дарлингтон (1966) отмечает: «Млекопитающие одинаково обгладывают кусты в Южной Африке, в Южной Америке и в Австралии, но и млекопитающие и кусты в каждом из этих мест разные, причем экология не может объяснить этих различий». Причины их кроются в истории формирования фаун названных ма-

териков: длительное развитие фаун в условиях изоляции приводит к появлению коренных различий между ними.

Зоогеографию принято делить на регистрационную (описательную), сравнительную и каузальную (причинную). Приступая к изучению любого фаунистического комплекса, первоначально регистрируют, по возможности, все виды, входящие в него. Затем видовую структуру фауны одного района сравнивают с соседними и с более отдаленными фаунами. Это дает возможность выяснить место, занимаемое той или иной фауной в ряду других, ее характерные особенности, «собственные черты», т.е. степень оригинальности. В дальнейшем это позволяет судить о возрасте фауны, а также о былых и современных связях с другими фаунами. Однако регистрация и даже сравнение – не самоцель, а путь к выяснению причин, определяющих состав и характер фауны. Поэтому подразделения зоогеографии правильнее было бы рассматривать как этапы исследования.

Причины заселения участка территории или акватории земного шара тем или иным фаунистическим комплексом можно свести к факторам среды, действующим в настоящее время. Это могут быть условия климата, характер поверхности или тип растительности, с которыми взаимодействуют животные организмы. Так как подобные взаимодействия изучает экология, соответствующий раздел каузальной зоогеографии, рассматривающий влияние среды на распространение современных животных, называется экологической зоогеографией.

Не все особенности географического распространения животных объясняются влиянием современных условий. Фаунистические комплексы развиваются во времени, и тот раздел каузальной зоогеографии, который пытается объяснить современное распространение животных причинами, действовавшими в прошлом, называется исторической, или генетической, зоогеографией. К числу таких причин относятся бывшие материковые соединения, изменения климата и растительного покрова в минувшие геологические эпохи и т. д. Все разделы зоогеографии представляют собой единое целое и отличаются только подходом к толкованию фактического материала, предоставляемого описательной и сравнительной зоогеографией.

Направления зоогеографических исследований весьма разнообразны. Основными из них являются следующие: ареалография – учение о типах ареалов, их структуре и происхождении; фаунистика – исследование видового состава фаун в сравнительном аспекте; географическая зоология – изучение распространения отдельных систематических единиц; экологическая и историческая зоогеография; геозоология, изучающая весь комплекс животных (зооту) в ландшафте или ландшафтной зоне.

Зоогеография теснейшим образом связана с зоологической систематикой. Перед тем как приступить к зоогеографическим построениям, нужно точно выяснить систематическую принадлежность исходного материала,

отнести его к определенным видам. Важно учесть наличие подвидов, или географических рас, которые имеют собственные ареалы и замещают друг друга в соседних участках видового ареала. Для того чтобы появилась самостоятельная форма, требуется географическая изоляция. Чем дольше форма пребывает в изолированном от других родственных форм состоянии, тем резче ее отличия и тем больше вероятность приобретения ею статуса вида.

Изучение микроэволюционных процессов дает неоценимый материал для понимания зоогеографических тенденций. Поэтому зоогеография использует идеи и данные теории эволюции. В свою очередь результаты исследований зоогеографии очень полезны для систематики и эволюционного учения.

Очевидна связь зоогеографии с палеозоологией. Ископаемые дают самую лучшую основу для выяснения истории распространения животных. Без палеонтологического материала в большинстве случаев нельзя обосновать ни одну теорию расселения из центров происхождения тех или иных форм.

Зоогеография настолько тесно связана с географией растений (фитогеографией), что их нужно рассматривать в качестве частей единой науки. Распределение животных и растений обусловливается одними и теми же факторами, а их эволюция подчиняется одним и тем же законам. Больше того, эволюция растений и животных во многих случаях проходила сопряженно, к примеру, у цветковых растений и их опылителей-насекомых. Поскольку методы обеих наук практически однотипны, то и получаемые результаты используются как зоогеографами, так и фитогеографами. Однако фитогеография, имеющая более длительную историю развития, оказывается пока более полезной зоогеографу, чем наоборот.

Достижения экологии за последние десятилетия столь значительны, что без учета ее данных о животных невозможно обойтись. Экологическая зоогеография объясняет современное распространение животных на основе фактов приспособления их к среде обитания и воздействия окружающей среды на животный организм.

Обширный комплекс наук о Земле (климатология, ландшафтоведение, геология), а также их разделы, изучающие прошлое нашей планеты (палеогеография, историческая геология, палеоклиматология), в той или иной степени используются зоогеографией. Не зная геологического прошлого страны, нельзя объяснить современное распространение животных, особенно тех групп, ареалы которых размещены на разных материках. Без изучения климатов прошлого, особенно периодов, предшествовавших современной эпохе, трудно установить причины сохранения в современных условиях ряда видов, экологические требования которых находятся как бы в противоречии с современной обстановкой, например, холодолюбивых видов в Центральной Европе или влаголюбивых форм в среднеазиатских пустынях. Зоогеография, широко используя данные многих наук, в свою очередь дополняет их. В палеогеографических реконструкциях зоогеография дает такие факты и дока-

зательства, которых иногда достаточно, чтобы восстановить былые очертания материков и океанов, определить время отделения островов от континентов и т.п.

Теоретико-познавательные аспекты зоогеографии заключаются в том, что она, во-первых, дает представление о современном распространении животных на планете; во-вторых, вскрывает причины различий между фаунами разных частей земного шара и, в-третьих, указывает на те закономерности, которые регулируют или регулировали в прошлом расселение животных из центров их происхождения. Одновременно зоогеография освещает географическую точку зрения на процесс эволюции животных.

Велико ресурсоведческое значение зоогеографии особенно для пушного и морского промыслов, оценки охотничьих территорий, для медицины. Важна роль животных и как индикаторов изменений окружающей среды, обусловленных, в частности, ее загрязнением. Одной из центральных проблем современной зоогеографии следует считать изучение всевозможных причин и путей изменения фауны – от природных до антропогенных. В связи с этим зоогеография ставит перед собой следующие задачи:

1. Изучение ареалов – областей земного шара, населенных популяциями определенных видов;

2. Выявление причин, определяющих характер географического распространения животных организмов;

3. Изучение закономерностей формирования фаун под влиянием природных и антропогенных факторов;

4. Прогнозирование изменений животного мира в обозримом будущем для предотвращения обеднения его видового состава или сдвига последнего в нежелательную для человека сторону;

Как уже говорилось выше, основной задачей систематической зоогеографии является описание региональных фаун, т.е. фаун определенных областей земного шара. Границы между фаунистическими областями представляют собой основные преграды к расселению. Несмотря на разнообразие типов распространения различных животных, в основе системы фаунистических областей лежит своего рода средний тип, который является показателем способности животных расселяться и преодолевать преграды.

В большинстве случаев границы между областями не четкие, а представляют собой более или менее широкие зоны перехода одного типа фауны в другой. Отсюда и возникает различная трактовка объемов региональных фаун и размеров занятых ими площадей.

Фаунистические данные, сведения о распространении насекомых, моллюсков и других групп беспозвоночных позволяют провести следующее районирование (зоогеографическое деление) суши и предложить систему фаунистических областей (рис. 1).

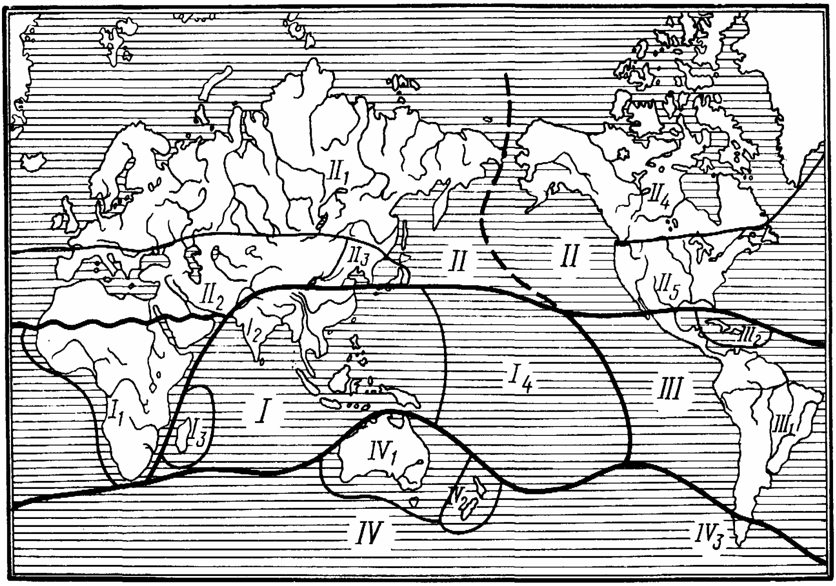

Рис. 1. Фаунистическое расчленение суши: 1 – Царство Палеогея; области: I_1 – Эфиопская; I_2 – Индо-Малайская; I_3 – Мадагаскарская; I_4 – Полинезийская; II – Царство Арктогея; области: II_1 – Европейско-Сибирская; II_2 – Древнего Средиземья; II_3 – Восточно-Азиатская; II_4 – Канадская; II_5 – Сонорская; III – Царство Неогея; области: III_1 – Неотропическая; III_2 – Карибская; IV – Царство Нотогея; области: IV_1 – Австралийская; IV_2 – Новозеландская; IV_3 – Патагонская.

ЦАРСТВО ПАЛЕОГЕЯ. Включает тропики и частично субтропики Старого Света: материк Африки к югу от Сахары, крайний юг Аравии, остров Мадагаскар, юг и юго-восток Азиатского материка – полуострова Индостан и Индокитай, Зондские острова, остров Новая Гвинея и архипелаги Полинезии. Северо-западная граница его проходит по югу Сахары, юго-восточная – через архипелаги тропической зоны Тихого океана. Эти границы представляют собой переходные территории и отличаются смешанной фауной.

Эфиопская область. Область охватывает материк Африки к югу от пустыни Сахары, южную (гористую) часть Аравийского полуострова и остров Сокотру в Индийском океане. Природные условия определяются рельефом и географическим положением Африки, большая часть которой находится в пределах тропической зоны. По характеру поверхности Африка представляет собой гигантское плоскогорье. На востоке над ним возвышается Эфиопское нагорье и цепь вулканических гор Центральной Африки, на крайнем юге – Драконовы горы, а на западе – высоты Камеруна и Гвинеи. Эти горы, расположенные на периферии материка, служат преградой для влажных морских ветров, так что в центральных районах Африки господствует

засушливый тропический климат. Крайний юг отличается умеренно-теплым климатом средиземноморского типа.

Восточно-Африканская подобласть занимает большую часть материка к югу от пустыни Сахары и до южного тропика. Это страна саванн и горных хребтов, развитых на северо-востоке и в районе великих озер.

Западно-Африканская подобласть расположена в западной и центральной частях экваториальной зоны – на южном побережье Гвинейского залива и в бассейне Конго.

Капская подобласть, начинаясь переходной полосой к югу от южного тропика, имеет разнообразные ландшафты. Флористическое своеобразие ее настолько велико, что она выделяется в особое царство. С зоогеографической же точки зрения этот регион нельзя обособить даже в самостоятельную область.

Мадагаскарская область. К данной области относится остров Мадагаскар, а также ряд архипелагов и отдельных островов Индийского океана: Коморские, Сейшельские, Маскаренские и другие более мелкие острова. Громадный остров Мадагаскар (587 тыс. кв. км) достаточно разнообразен по природным условиям. Центральные части его гористы, прибрежные – равнинны. Плоскогорья в центре острова, высотой в среднем 1000-1500 м (отдельные вершины до 2600 м), лишены леса, восточные же равнины покрыты густой тропической растительностью, а южная оконечность острова имеет пустынный облик. Мозамбикский пролив (ширина 420 км) отделяет Мадагаскар от Африки, а Индийский океан – от Индо-Малайской области (расстояние 3700 км).

Индо-Малайская область. Область включает тропическую и субтропическую части Азии, а также ряд архипелагов и островов Индийского и Тихого океанов. Западная граница ее представляет широкую, проходящую по пустыне Тар, полосу, где индийская фауна смешивается с переднеазиатской. Северная граница четка лишь на западе, где она идет по гребню Гималаев. На востоке же выраженность ее теряется, а на территории Китая она приобретает характер широкой полосы. Индо-Малайская область, по составу фауны, подразделяется на Индийскую, Малайскую, Индокитайскую и Папуасскую подобласти. Типичные черты фауны этой области ярче всего выражены в Малайской подобласти. Индийская сравнительно обеднена, а две последние представляют собой переходные зоны со смешанной фауной, но с явным преобладанием индо-малайских элементов.

К ***Индийской подобласти*** относится Передняя Индия и остров Шри Ланка. Западная и северные границы совпадают с границами области, а восточная проходит от дельты Ганга до верховьев Брахмапутры. Эту территорию в основном занимают плоскогорья и низменности. На севере ее поднимаются Гималаи – высочайшие горы мира. С запада и востока южная часть Индии ограждена горными хребтами – Западными и Восточными Гатами. Природа Индийской подобласти относительно бедна. Северо-западные рав-

нины ее представляют собой пустыню, покрытую редкой травянистой растительностью с отдельными кустарниками.

Малайская подобласть включает полуостров Малакку, Филиппинский архипелаг и Зондские острова до острова Бали. Восточная граница ее проходит по Макассарскому проливу, не включая Сулавеси и Малых Зондских островов.

Индокитайская (Бирмано-Китайская) подобласть расположена на крайнем юго-востоке азиатского материка. На западе она граничит с Индийской подобластью, а на северо-востоке с Голарктикой. К этой подобласти относятся также острова Тайвань и Хайнань.

Рельеф подобласти определяется меридиональными хребтами, между которыми в глубоких долинах текут крупные реки – Меконг и Иравади. Климат влажный, тропический.

К ***Папуасской подобласти*** относятся острова, лежащие к востоку от Макассарского пролива (Ломбок, Сумбава, Флорес, Тимор, Сулавеси, Молуккские, Новая Гвинея). Восточная граница проходит по Соломоновым островам и Новой Ирландии.

Полинезийская область. К Полинезийской области относится громадное количество островов Тихого океана, исключая Новую Зеландию и острова Кермадек. В западном направлении подобласть простирается до островов Палау, архипелага Бисмарка и Соломоновых островов, в восточном – до островов Пасхи и Сала-и-Гомес, в северном – до Гавайских островов, а в южном – до островов Норфолк и Лорд-Хау. Все острова Океании подразделяются на вулканические (высокие), коралловые (низкие) и известняковые и три большие группы: Полинезию на востоке, Меланезию на западе и Микронезию на севере.

ЦАРСТВО АРКТОГЕЯ. Арктогейское, или Голарктическое, царство – огромная территория, охватывающая всю северную внетропическую часть земного шара, т.е. Европу, Северную Африку, большую часть Азии и Северную Америку. Сюда же относятся все острова полярного бассейна, Азорские, Мадейра, Зеленого Мыса, а также Японские, кроме самого южного из них. Южная граница царства соответствует границе, разделяющей пояса умеренного и жаркого климатов.

Ландшафты Арктогеи разнообразны. Вдоль северных побережий Евразии и Северной Америки протянулась зона тундры, на юге она сменяется зоной тайги, или хвойных лесов, а еще южнее расположены зоны лиственных лесов, степей и пустынь. Местами зональный характер имеют заросли ксерофитов. В пределах Арктогеи расположены грандиозные горные системы с вертикальной зональностью климатов и растительности.

Царство Арктогея состоит из Палеарктического и Неарктического подцарств, расположенных, соответственно, в восточном и западном полушариях.

Палеарктическое подцарство. Подцарство охватывает умеренные и холодные части Евразии и Северной Африки, лежащие к северу от Палеогейского царства, а также ряд архипелагов и островов Атлантического и Тихого океанов (острова Зеленого Мыса, Канарские, Азорские, Исландию в Атлантике, Командорские, Курильские и Японские острова в Тихом океане). Природные условия Палеарктики достаточно разнообразны, четко проявляется зональность в распределении климатов и растительности. С севера на юг простираются зоны тундры, тайги, лиственных лесов, степей, субтропических лесных и жестколиственных формаций, пустынь и полупустынь. Значительные пространства занимают горные хребты с присущей им поясной зональностью, во многом аналогичной широтной зональности.

Фаунистическое подразделение Палеарктического подцарства можно представить следующей схемой: Европейско-Сибирская область; Европейско-Обская подобласть, Ангарская подобласть; Область Древнего Средиземья, Средиземноморская подобласть, Сахаро-Гобийская подобласть; Восточноазиатская область.

Европейско-Сибирская область. Эта область включает весь север Евразиатского материка – от Британских островов и Западной Европы до Чукотки и Камчатки, где господствует умеренно-холодный и арктический климат. Данная область больше, чем любая другая часть северного полушария испытала влияние четвертичного оледенения. Это привело к обеднению и видоизменению древней третичной фауны Евразии. Южная граница области проходит по северу Пиренейского полуострова, вдоль Альп и Балкан, через горы Крыма и Главный Кавказский хребет, и, не достигая западного побережья Каспия, поворачивает к северу. Далее она идет по полупустыням и степям Поволжья и Северного Казахстана к верховьям Иртыша и Енисея, через Северную Монголию до северо-западных частей хребта Большой Хинган и долины Амура.

Европейско-Обская подобласть объединяет западную половину Европейско-Сибирской области до Енисея. В подобласти выделяют следующие ландшафтные зоны: тундры, тайги, лиственных лесов, степей.

Ангарская подобласть охватывает Восточную Сибирь. Ее западная граница проходит по долине Енисея («линия Иогансена»). Южная – от Алтая до северной оконечности Большого Хингана и далее вплоть до Охотского моря. Остров Сахалин тоже относится к Ангарской подобласти. Фауна Ангарской подобласти аналогично Европейско-Обской также подразделяется на ландшафтные зоны: тундры, восточносибирской тайги.

Область Древнего Средиземья. Область Древнего Средиземья лежит к северу от Северного тропика, охватывая аридные и субаридные территории, окружающие Средиземное море и входящие в состав Средней и Центральной Азии.

Природные условия характеризуются, прежде всего, аридностью климата. Осадки выпадают, главным образом, в холодное время года, лето сухое,

что обусловило развитие пустынь, протянувшихся широкой полосой от Северной Африки до Центральной Азии. Чередование в рельефе области депрессий и гор обусловливает большое разнообразие растительности, что сказывается и на распределении животного мира. Область Древнего Средиземья расчленяется на две подобласти: Средиземноморскую и Сахаро-Гобийскую.

К ***Средиземноморской подобласти*** относятся горные районы Южной Европы (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова), север Африки (горные части Алжира, Туниса и Марокко), а также прилегающие к Средиземному морю части Малой Азии и Ближнего Востока. Средиземноморская подобласть, исходя из фаунистического своеобразия составляющих ее территорий, может быть разделена на провинции: Макаронезийскую (острова Азорские, Канарские, Зеленого Мыса и Мадейра), Тирренскую, или Западно-Средиземноморскую, и Восточно-Средиземноморскую, куда относятся Балканский полуостров, часть Малой Азии, горные районы Сирии и Ливана, остров Кипр.

Сахаро-Гобийская подобласть занимает громадную территорию от атлантического побережья Сахары на западе до пустыни Алашань на востоке. Таким образом, в ее пределы входят: Северная и Центральная Сахара от Марокко до Египта, Синайский полуостров, Северная Аравия, пустыни Сирии. Палестины, Месопотамии, Средняя, Передняя и большая часть Центральной Азии, внутренняя часть Малой Азии, Восточное и Юго-Восточное Закавказье, северный и частично западный Прикаспий.

Ландшафты равнин, низкогорий, плоскогорий и отдельных хребтов носят здесь характер пустынь. Разнообразие природных особенностей и фаунистические отличия разделяют подобласть на три надпровинции (группы провинций, согласно ботанико-географическим рангам): Сахаро-Синдскую, Ирано-Туранскую и Центральноазиатскую.

Восточно-азиатская (Гималайско-Китайская) область. Область включает юго-восток внетропической части азиатского материка: Приморье, Северный и Средний Китай, Корею, Японию (кроме северного острова Хоккайдо), Восточный Тибет и восточную часть южного склона Гималаев. Границы области не везде отчетливы, особенно на севере и юго-востоке, в то время как на западе она вполне четко идет по хребту Большой Хинган.

Неарктическое подцарство. К этому региону относится та часть Северной Америки, которая лежит севернее тропика, острова Алеутские и Ванкувер (в Тихом океане), Ньюфаундленд, Гренландия и Бермудские (в Атлантике). Южная граница подцарства является одновременно северной границей Неогейского царства. В Неарктике выделяется Канадская и Сонорская области.

Канадская область. К области относится север материка, испытавший на себе четвертичное оледенение. Южную границу ее можно провести по 50° с.ш. Основными ландшафтными зонами области являются тундра и тайга.

Сонорская область. Эта область располагается к югу от Канадской области. Фауна ее в зоогеографическом отношении составляет единое целое

и резко отличается от предыдущей. Тем не менее отдельные территории Сонорской области имеют свои индивидуальные черты, что позволяет разделить ее на 3 подобласти: Калифорнийскую, подобласть Скалистых гор, или Центральную, и Восточную, или Атлантическую.

К ***Калифорнийской подобласти*** относится полоса тихоокеанского побережья Северной Америки примерно от Ванкувера на севере до границы США с Мексикой на юге. Южная оконечность полуострова Калифорния находится за пределами Неарктического полцарства и Арктогеи вообще. Площадь Калифорнийской подобласти небольшая. Области свойствен средиземноморский климат с мягкой зимой и сухим солнечным летом.

Подобласть Скалистых гор географически занимает центральное место в области. Ее основные ландшафты – прерии и горы, а также большие пустыни штатов Аризона, Колорадо и Вайоминг, которые имеют меридиональное протяжение. Горные леса образованы различными соснами и дубами.

К ***Атлантической, или Восточной, подобласти*** относится восточная часть материка Северной Америки от атлантического побережья приблизительно до меридиана 95°. Она занимает котловину Великих озер, хребты Аппалачей, Великие равнины, район стока речного бассейна низменности в Мексиканский залив и полуостров Флориду. Ландшафты подобласти образованы широколиственными лесами (на юге субтропическими), прериями, горными лесами, состоящими из хвойных пород, а в настоящее время и плантациями хлопчатника, а также посевами сельскохозяйственных культур.

ЦАРСТВО НЕОГЕЯ. К этому царству относится Центральная и Южная Америка, за исключением ее крайнего юга (Патагонии, Огненной Земли и Фолклендских островов). Северная граница проходит по южному краю Мексиканского плоскогорья. К Неогее также относятся острова: Большие Антильские, Багамские, Малые Антильские, Галапагос, Хуан-Фернандес и ряд мелких островков. Фауна Южной Америки долгое время развивалась в изоляции от других фаунистических центров, что обусловило фаунистическое своеобразие Неогеи. В пределах царства выделяются две фаунистические области – Неотропическая и Карибская.

Неотропическая область. Северная граница области совпадает с границей всего царства. Южная проходит по умеренным широтам юга материка, оставляя за пределами области (и царства) юг Чили и Аргентины (в том числе Огненную Землю, Фолклендские и другие группы островов), а также острова Карибского моря, образующие самостоятельную область. На основании особенностей фауны данной области в ней можно выделить 3 подобласти: Гвиано-Бразильскую, Центральноамериканскую и Чилийскую, или подобласть пампасов.

Гвиано-Бразильская подобласть занимает большую часть Неотропической области. Она охватывает покрытые тропическими лесами территории от Панамского перешейка на севере до 30° ю.ш. на юге.Сюда же относятся

саванны и пампасы Бразилии, травяные степи Венесуэлы и горные леса восточных склонов Кордильер, вкрапленные в массивы дождевых лесов.

Центральноамериканская подобласть простирается от Панамского перешейка до северной границы царства, т.е. до южной окраины Мексиканского нагорья. Рельеф подобласти гористый, хотя огромных высот Кордильеры здесь не достигают. Основная растительная формация – тропический лес с обилием пальм.

Чилийская подобласть занимает южную часть материка до границы Неогейского царства. Это район умеренного климата, занятый обширными степными пространствами – пампасами, безлесными плоскогорьями, настоящими пустынями и горными хребтами.

Карибская (Антильская) область. К данной области относятся Большие Антильские (Куба, Ямайка, Гаити и Пуэрто-Рико), Багамские, Малые Антильские острова, Тринидад. Это настоящая островная область, поскольку фауна ее обладает типичными для острова чертами.

ЦАРСТВО НОТОГЕЯ. Это царство включает крайний юг материка Южной Америки (Патагонию и Огненную Землю), Австралию, Тасманию, Новую Зеландию и субантарктические острова Мирового океана. Нотогея – настоящее островное царство, для которого невозможно дать единую фаунистическую характеристику. Единственное, что объединяет входящие в Нотогею земли (кроме сходства, обусловленного древностью их происхождения), – это чисто негативный признак: бедность и однобокое развитие животного мира. В царстве Нотогея выделяются 3 области: Австралийская, Новозеландская и Патагонская (Голантарктическая).

Австралийская область. Сюда относится Австралия, крупный остров Тасмания и ряд мелких островов (Кенгуру, Кинг, Флиндерс и др.). Характер природных условий Австралии определяется ее географическим положением, рельефом и климатом. Северная часть материка находится в тропическом поясе, центральная – в субтропическом, а южная – в умеренном.

Новозеландская область. Эта островная область включает оба крупных острова Новой Зеландии (Северный и Южный), а также ряд мелких островков – Окленд, Кермадек, Чатем и др. Новая Зеландия – гористая страна, причем горы имеют вид расчлененных хребтов с альпийской зоной, ледниками и озерами.

Патагонская, или Голантарктическая, область. В эту область входят территории юга Южной Америки с умеренным климатом (юг Чили и Аргентины, включая Огненную Землю), архипелаг Хуан-Фернандес, Фолклендские острова и ряд мелких островных групп, а также отдельные острова, разбросанные в южной части Мирового океана: Кергелен, Крозе, Южная Георгия, Тристан-да-Кунья, остров Амстердам и др. Область очень фрагментарна. Для нее характерно преобладание степных пространств (пампасов), а южнее – полупустынь и даже пустынь.

ГЛАВА II. ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СТРЕКОЗ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ

Огромное большинство фактов распространения насекомых может быть объяснено действием современных факторов. Однако этого недостаточно и для широких обобщений, особенно, когда речь идет о происхождении фауны больших участков суши, приходится привлекать причины исторические, то есть изменение климатических и географических условий в прошлом. Особенно это касается регионов, где фауна не была обезличена геологически недавним ледниковым временем, что обусловливает те зоогеографические подобласти и провинции, которые мы различаем на суше. Особенно богата будет фауна мест, лежащих на границе двух или нескольких подобластей или зон.

Средиземноморье – регион с самобытной и богатой фауной и флорой, представляющий огромный биогеографический интерес. Формирование оригинального средиземноморского фаунистического комплекса исторически обусловлено взаимодействием трех основных факторов: благоприятным теплым субтропическим и южно-умеренным климатом; оптимальным режимом влагообеспеченности за счет близости Средиземного моря и связанных с ним водоемов; высокодифференцированным горным рельефом, создающим богатый спектр локальных экологических условий. Этот регион стал местом формирования человеческой цивилизации. Раннее заселение Средиземноморья человеком привело к грандиозным антропогенным преобразованиям всей его территории. Это наложило глубокий отпечаток на флору и фауну. Сочетание природных и антропогенных факторов обусловило сложение уникальной средиземноморской фауны и флоры (Кетенчиев, Харитонов, 1999).

Средиземноморье как природная страна не имеет строгих общепринятых границ. Обычно под ней понимают территорию бассейна Средиземного моря площадью около 4 млн квадратных километров, но в широком понимании в Средиземноморье входит также часть Переднеазиатских нагорий (Географический энциклопедический словарь, 1989).

Северная граница региона начинается на Атлантическом побережье от бухты Мон-Сен-Мишель залива Сен-Мало, проходит через Нормандскую возвышенность и далее по водоразделу бассейнов рек Луары и Сены, по северным оконечностям гор Центрального Французского массива, Баварского плоскогорья, Карпат, по водоразделу бассейнов рек южного стока – Роны, Дуная, Днестра, и северного стока – Рейна, Эльбы, Одра и Вислы; далее через Подольскую возвышенность к устью р. Днепра, по побережью Черного моря через Перекопский перешеек по южному побережью Азовского моря до Бейсугского лимана; далее по водоразделу рек Челбас и Ея по северному краю Ставропольской возвышенности и низовью р. Кумы до Кизлярского залива Каспийского моря и далее на юг по его побережью до Туркменского залива, от которого продолжается на восток по северному подножью хребта Копетдаг.

Восточная граница проходит через Иранское нагорье примерно по 61-му меридиану западнее отрогов Гиндукуша и бассейнов рек Герируд и Гильменд до Оманского залива.

Южная граница пролегает по побережью Оманского и Персидского заливов, вдоль подножья Загроса, огибает Месопотамскую низменность и Сирийскую пустыню, доходя до северной оконечности Красного моря, идет вокруг Синайского полуострова и дельты Нила, далее на запад условно по побережью Средиземного моря до залива Габес, от которого вдоль южных отрогов Атласских гор выходит к Атлантическому побережью в районе Канарских островов.

Согласно схемам физико-географического районирования (Алеаксандровская и др., 1983), означенная территория включает следующие выделы: в Европе – Пиренейскую, Апеннинскую и Балканскую области Средиземья, южную половину Герцинской Франции, Альпийско-Карпатскую страну; в Азии – Кавказ, Малоазиатское, Армянское и Иранское (Западная половина) нагорья, Левант; в Африке – северную прибрежную окраину Сахаро-Суданской равнины (прежде всего дельту Нила) и Атласские горы.

Общая особенность Средиземноморья в принятых пределах – горный рельеф с небольшими вкраплениями межгорных и прибрежных низменностей. Важный ландшафтный фактор, интегрирующий весь регион в единую систему, – речная сеть средиземноморского стока, то есть относящаяся к бассейну Атлантического океана. Это особенно важно в связи с тем, что стрекозы как амфибионтные насекомые в своем развитии и распространении связаны с водоемами, и бассейны рек создают для них ту арену жизни, на которой происходят все события, связанные с формированием региональных одонатофаун

В состав одонатофауны Средиземноморья входят представители трех (Anisoptera, Zygoptera, Caloptera) подотрядов. Эти подотряды объединяют 10 семейств, 54 рода и 179 видов средиземноморской фауны стрекоз. Более четверти региональной фауны стрекоз представлены политипическими видами. Эти 40 видов образуют в общей сложности 106 подвидов, зарегистрированных для территории. Средиземноморский регион в принятых границах (рис. 2) разделен на следующие 12 физико-географических выделов: Кавказ, Иранское нагорье, Армянское нагорье, Малоазиатское нагорье, Левант, Балканский полуостров, Апеннинский полуостров, Пиренейский полуостров, Альпийско-Карпатская страна, Герцинская Франция, Атласские горы, дельта Нила, Малоазиатское нагорье. Близки к ним по этим показателям Кавказ (83 вида) и Альпийско-Карпатская горная страна (82 вида). В фаунах Леванта и Франции насчитывается по 78 видов, на Пиренейском полуострове – 71 вид, на Армянском нагорье – 70, в Атласских горах – 66, на Балканском полуострове – 64 и в дельте Нила – 44 вида. Таким образом, фауна самого богатого региона – Иранского нагорья – насчитывает вдвое больше видов, чем самого бедного – дельты Нила.

Этот количественный анализ показывает максимальное богатство одонатофаун арабской части Средиземноморья, включая Кавказ.

По видовому богатству эти выделы распределились следующим образом: наиболее богато – 93 вида – Иранское нагорье, на втором месте – 84 вида – Малоазиатское нагорье. Богаты видами регионы южной Европы: Альпийско-Карпатская горная страна, Франция, Балканский и Апеннинский полуострова. По обилию видов сопоставима с ними фауна Пиренейского полуострова, заметно обеднена фауна африканского побережья Средиземного моря, особенно в его восточной части, где в дельте Нила известно всего 44 вида стрекоз.

Так, для Восточного Средиземноморья известны роды: Anormogomphus, Cephaloaeschna, Acisoma, Calienemia, Agriocnemis. Видов, свойственных только Восточному Средиземноморью, насчитывается 37.

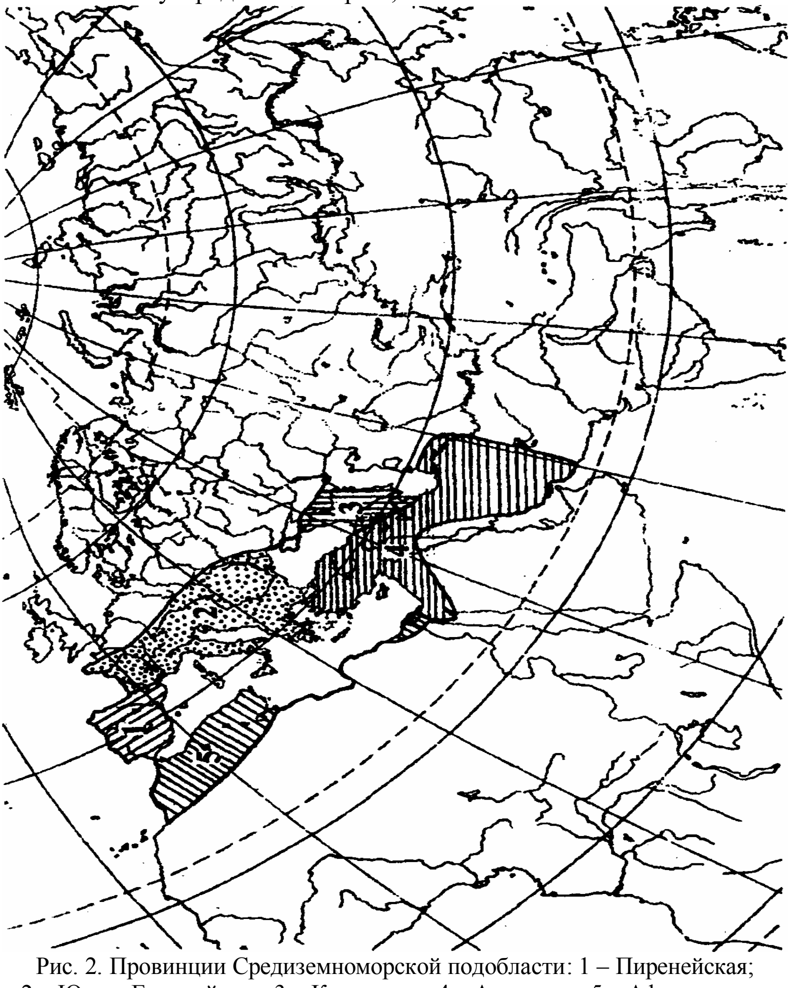

Рис. 2. Провинции Средиземноморской подобласти: 1 – Пиренейская; 2 – Южно-Европейская; 3 – Кавказская; 4 – Азиатская; 5 – Африканская.

Только на Пиренейском полуострове встречаются 5 видов стрекоз и преимущественно ему свойственен род Oxygastra.

Для южной Европы без Пиренейского полуострова характерно 13 видов стрекоз и специфический для нее род Nehalennia.

Только Кавказу свойственно, по крайней мере, 4 эндемичных вида и максимально смешанный характер одонатофауны в целом.

Для африканского побережья Средиземноморья специфичны роды Nesciotemis и Pseudagrion; видов, свойственных только этой территории, насчитывается 9.

С учетом этих региональных особенностей, а также наличия на каждой из перечисленных территорий эндемичных подвидов, можно разделить Средиземноморье на пять зоогеографических провинций: пиренейскую, южно-европейскую, кавказскую, азиатскую и африканскую.

Положение границы Субголарктической области в районе Кавказа представляет особый интерес. Фаунистический облик территории во второй половине двадцатого века претерпел большие изменения. Известен комплекс южных видов стрекоз, не отмечавшихся в этом регионе ранее. Среди них: Anaciaeschna isosceles, Hemianax ephippiger, Selysiothemis nigra, Lindenia tetraphylla, Orthetrum anceps, Crocothemis erythraea, Sympetrum tibiale, Coenagrion scitulum и некоторые другие. Эти фаунистические изменения нельзя отнести за счет перемены климата, потому что наряду с многочисленными южными элементами, проникшими в регион, в нем остались и все северные виды, указывавшиеся для этих мест ранее. Единственной причиной произошедших изменений можно считать появление на данной территории множества искусственных водоемов, создавших места обитания стрекоз и позволивших многим видам, заселившим их, существенно изменить границы своих прежних ареалов. При этом поток мигрантов шел в основном с юга, так как климатические условия Северного Кавказа и Предкавказья для них вполне благоприятны, но существовавший прежде острый дефицит мест обитания не позволял им освоить эту территорию. С учетом новых фаунистических материалов зоогеографическая граница между Голарктической и Субголарктической областями Бореального фаунистического царства, установленная на основании распространения стрекоз, должна быть смещена к северу.

Основу средиземноморского фаунистического комплекса в целом слагает автохтонное ядро видов, сформировавшееся исторически обусловленным взаимодействием трех основных факторов: благоприятным для стрекоз теплым субтропическим и южно-умеренным климатом; оптимальным режи-

мом влагообеспечения и высокодифференцированным горным рельефом, создающим богатый спектр локальных экологических условий. Приток аллохтонных видов происходил, видимо, главным образом с востока и северо-востока с сопредельных территорий Субголарктической области и из Европейско-Сибирской подобласти Голарктической области. Влияние Ориентальной, Эфиопской и Сонорской областей прослеживается незначительно.

В настоящее время важнейшим фактором, влияющим на одонатофауну региона, является антропогенное изменение среды обитания, прежде всего водоемов.

Изменение среды имеет две стороны: негативную и позитивную. Негативная сторона заключается в загрязнении и уничтожении водоемов; позитивная – в создании новых водоемов, которые часто оказываются подходящими стациями обитания личинок стрекоз. Быстрая колонизация стрекозами вновь создаваемых искусственных водоемов на Кавказе демонстрирует возможность мгновенных в исторической шкале времени фаунистических подвижек. Колонизация происходит не только за счет аборигенных видов, но и не свойственных ранее этой территории центрально-азиатских видов, что за несколько десятилетий существенно изменило облик северокавказской одонатофауны.

ГЛАВА III. ОБЗОР ФАУН СТРЕКОЗ И СИРФИД

Фауна – исторически сложившаяся совокупность видов животных, обитающих в данной области и входящих во все ее биогеоценозы. Фауна объединяет все виды животных той или иной области (района, местности), хотя они и входят в различные биогеоценозы. В понятие фауны вкладывается не только систематическое, но и географическое содержание. Вот почему сам принцип ограничения должен быть географическим (фауна материка, острова, природного региона с разнообразными местными условиями), а не топографическим. Для фаунистического исследования необходимо выбирать территорию, имеющую естественные зоогеографические рубежи, если даже они и не очень четкие.

Фауна характеризуется определенными свойственными только ей признаками, позволяющими сравнивать ее с другими фаунами. Самым важным признаком любой фауны является ее видовой состав. Количество видов, входящих в состав фауны, отражает ее богатство.

Существенным признаком любой фауны оказывается экологическая природа составляющих ее видов. На основании изучения фаун и их сравнения делаются важные зоогеографические выводы. Главнейшей особенностью фауны являются ее связи с соседними, а также с более отдаленными фаунами. Эти связи можно выразить показателями общности систематического состава фауны, выражаемая в процентах. Однако нередко общие виды представлены местными формами – подвидами, или они (при небольшом количестве) заменяются близкородственными викарными видами. Подобные факты указывают на то, что, хотя сравниваемые фауны развивались на одной основе, в дальнейшем пути их развития разошлись. Сравнение фаун может быть проведено на уровне видов, родов и даже семейств. Последнее целесообразно при изучении различных крупных фаунистических регионов (Лопатин, 1980).

Наряду с фаунистическими связями не менее существен учет еще одного важнейшего признака – степени самобытности фауны, выражающейся в наличии эндемичных видов или родов. Чем выше систематический ранг эндемиков, тем самобытнее фауна. Так, присутствие в составе фаун эндемичных отрядов и семейств отражает длительность развития фауны в условиях изоляции. В то же время наличие только эндемичных видов, а тем более подвидов, свидетельствует об относительной молодости фауны и прочных связях ее с другими фаунами.

Каждая фауна обладает определенной систематической структурой, иначе говоря, специфичным распределением видов между родами, семействами и более высокими систематическими единицами.

Структура фауны познается не только через количественное соотношение различных систематических единиц. Серьезное значение имеет также географический анализ ее, т.е. установление сходства и различий в распространении входящих в нее видов. Виды, обладающие сходным распро-

странением, представляют географические элементы фауны. Соответственно характеру распространения эти элементы носят определенные названия: северные, южные, западные, восточные. Такие названия пригодны для географического анализа фаун лишь ограниченных территорий. Если же рассматриваются ареалы видов той или иной фауны в целом, то наименования географических элементов будут другими. В зоогеографической литературе широко применяются термины: европейско-сибирский, восточносибирский (ангарский), среднеазиатский, центральноазиатский, бореальный, средиземноморский и др.

Таким образом, географический анализ фауны дает представление о типе распространения входящих в нее видов. Но для познания фауны этого мало. Необходимо выяснить вероятное происхождение видов, как они попали в состав фауны и как происхождение каждого из них сказывается на распространении. Ответы на данные вопросы дает исторический (или генетический) анализ фауны. Он базируется на изучении ареалов не только видов, но и родов. При проведении его требуется решить вопрос, какие элементы фауны возникли в пределах изучаемой территории и какие попали в результате расселения из других центров. Первые получили название автохтонных элементов, вторые – аллохтонных. В этом плане довольно интересны группы стрекоз и сирфид. Во-первых, они мало изучены; во-вторых, являются очень хорошими модельными объектами для многих эколого-биологических исследований.

Фауна стрекоз

В состав одонатофауны Средиземноморья входят представители подотрядов Anisoptera, Zygoptera, Caloptera, которые объединяют 10 семейств, 54 рода и 179 видов средиземноморской фауны стрекоз (Кетенчиев, Харитонов, 1999).

Подотряд ***ANISOPTERA***

Обширный подотряд стрекоз, представленный в рецентной мировой фауне 7 семействами, 330 родами и более чем 2500 видов (Харитонов, 1999). В Средиземноморье мы насчитываем 5 семейств, 38 родов, 106 видов, из них на Кавказе известно 5 семейств, 20 родов, 51 вид.

Семейство *Gomphidae*

В мировой фауне семейства выделяют 8 подсемейств, 23 трибы, 83 рода и примерно 770 видов. Семейство считается одним из наиболее древних, распространено почти всесветно, но большинство его родов и видов имеют небольшие, часто фрагментированные ареалы. В Средиземноморье насчитывается 7 родов и 24 вида, из них на Кавказе – 5 родов и 9 видов.

Род **Anormogomphus Selus, 1854.** Необычный род с нетипичным для семейства строением крыльев, включающий всего 3 вида, один – A. kiritshenkoi Bartenef, 1913 – на восточной окраине Средиземноморья.

Род **Gomphus Leach, 1815.** В составе средиземноморской фауны 7 видов и 1 подвид этого рода. G. Vulgatissimus – политипический вид с 2 подвидами: G. v. vulgatissimus, G. v. schneideri. Основная часть видового ареала занята номинативным подвидом G. v. Vulgatissimus, в его юго-восточной части обитает подвид G. v. schneideri, а на севере Балканского полуострова и Кавказе лежит полоса перекрывания подвидов, где их признаки перемешиваются и определение подвидового статуса оказывается не всегда возможным.

G. davidi Selys, 1887. Встречается на очень ограниченной территории юго-восточного средиземноморского побережья Турции, в Сирии, Ливане, Иордании и Израиле. Его ареал, по-видимому, эндемичен для прибрежных районов Восточного Средиземноморья.

G. amseli Schmidt, 1961. Эндемик Восточного Средиземноморья, но в отличие от предыдущего вида, связан не с прибрежными районами, а с горами Иранского нагорья.

Следующая группа из 4 видов рода (G. graslini Rambur, 1842; G. pulchellus Selys, 1840; G. simillimus Selys, 1840; G. lucasii Selys, 1849) связана с Западным Средиземноморьем.

Род Gomphus древний и ареалы его средиземноморских видов скорее всего являются реликтовыми остатками более широкого распространения. Предполагается наличие двух очагов формирования видов в Средиземноморье: пиренейско-атласский и переднеазиатский.

Род **Stylurus Needham, 1897.** Первичный центр видообразования рода располагался на Американском континенте (около полутора десятков видов), а вторичный в Восточной Азии (4, 5 видов), откуда один из видов расселился на запад. В Средиземноморье обитает 1 вид этого рода с двумя подвидами Stylurus flavipes flavipes Charp, 1825 и S. f. lineatus Bartenef,

Род **Ophiogomphus Selys, 1854.** Относительно крупный для семейства род стрекоз. Два вида встречаются в Средиземноморье: O. serpentinus Charp., 1825 и O. reductus Calvert, 1898. Почти викариирующие ареалы этих видов, образующих пару северо-запад: юго-восток, лишь незначительно проникают в пределы Средиземноморья и род в целом чужд данному региону.

Род **Onychogomphus Selys, 1854.** В Средиземноморье насчитывается 7 видов, из них 3 известны для Кавказа; O. flexuosus Schneider, 1845; O. forcipatus L., 1758 с 4 подвидами; O. lefebvrei Rambur, 1842; O. macrodon Selys, 1887; O. assimilis Schneider, 1845; O. uncatus Charp., 1840; O. costae Selys, 1885.

Род **Paragomphus Cowley, 1934.** Преимущественно эфиопско-ориентальный род, насчитывающий около 40 видов. В Средиземноморье известно 4 вида: P. genei Selys, 1841; P. sinaiticus Morton, 1929; P. lineatus Selys, 1850; P. pumilio Rambur, 1842.

Род **Lindenia Selys, 1840.** Монотипический род, включающий единственный вид Lindenia tetraphylla V. d. L.

Семейство *Cordulegasteridae*

Включает 3 ориентальных рода – Anotogaster, Neallogaster, Chlorogomphus и широко распространенный в пределах всего Бореального фаунистического царства род Cordulegaster. Род насчитывает около 20 видов, многие из которых политипические. В Средиземноморье семейство представлено 6 видами, 3 из которых с Кавказа.

Род **Cordulegaster Leach, 1815.** В Средиземноморье обитают 6 видов: политипический C. boltonii Donovan, 1807, с 5 подвидами; C. bidentatus Selys, 1843 (2 подвида); C. pictus Selys, 1854; C. heros Theschinger, 1979 (с 2 подвидами) и C. insignis Schneider, 1845 (4 подвида).

Семейство *Aeshnidae*

Крупное семейство, насчитывающее в мировой фауне примерно 50 родов. В Средиземноморье известно 8 родов и 18 видов, из них 6 родов и 13 видов встречаются на Кавказе.

Род **Aeshna Fabricius, 1775.** Из 70 видов для Средиземноморья известно 9 видов, 7 из которых обитают и на Кавказе: A. caerulea Strom, 1783; A. subarctica Walker, 1908 (2 подвида); A. viridis Eversmann, 1836; A. grandis L., 1758; A. serrata Hagen, 1856; A. juncea L., 1758 (7 подвидов); A. cyanea Muller, 1764; A. mixta Latreille, 1805 (2 подвида); A. affinis V. d. L., 1823.

Род **Anaciaeschna Selys, 1878.** Небольшой род, насчитывающий 8-10 видов, широко распространенный в Эфиопской и Ориентальной фаунистических областях. Общая особенность видов рода заключается в том. что их ареалы широко разбросаны по разным территориям Старого Света, в большинстве своем не перекрываясь друг с другом. Один из видов – A. isoceles Muller, 1767 – имеет классический средиземноморский ареал. Вид распадается на два подвида: основную часть Средиземноморья занимает номинативный подвид A. i. isoceles, а в восточной части региона, в том числе и на Кавказе, обитает A. i. antehumeralis Schmidt, 1950.

Обособленный ареал A. isosceles, является как бы маркером Средиземноморья и подтверждает его древность и самобытность.

Род **Caliaeschna Selys, 1883.** Монотипический род с видом C. microstigma Schneider, 1845. На Северном Кавказе лежит северная граница распространения вида, в Закавказье местами обычен.

Род близок к ориентальному роду Cephalaeschna. Географическое и морфологическое обособление на уровне родов этих явно родственных таксонов подтверждает наличие в Средиземноморье древнего центра формирования одонатофауны.

Род **Cephalaeschna Selys, 1845.** Ориентальный род, насчитывающий 12 видов, распространение которых связано главным образом с Тибетом. Один из видов – C. klapperichi Schmidt, 1961 проникает дальше других на запад и через Гиндукуш достигает пределов Средиземноморья.

Род **Brachytron Evans, 1845.** Для рода характерен один вид – B. pratensis Muller, 1764, распространенный преимущественно в Европе. В Средиземноморье обычен в северной материковой части региона. Очень редко и локально встречается на Кавказе.

Род **Boyeria Mc Lachlan, 1896.** Из 5 видов в Средиземноморье обитает B. irene Fonscolombe, 1838.

Характер родового ареала позволяет предполагать древность рода, а эндемичный для Западного Средиземноморья названный вид подтверждает наличие здесь одного из субголарктических видообразовательных центров.

Род **Anax Leach, 1815.** В Средиземноморье встречаются 3 вида, 2 из которых обитает и на Кавказе. Один из них A. imperator Leach, 1815 – типовой вид рода. Несмотря на обитание этого вида в регионах с самыми разнообразными природными условиями, он образует лишь два подвида: номинативный A. i. imperator и A. i. mauricianus Rambur, 1842. На территории Средиземноморья, включая Кавказ, A. imperator – один из наиболее обычных видов разнокрылых.

Другой вид – A. parthenope Selys, 1839 – распадается на 5 подвидов. Судя по значительной подвидовой дифференциации в Средиземноморье, этот регион послужил основным очагом формообразовательных процессов у данного вида.

Третий вид – A. immaculifrons Rambur, 1842 – широко распространен в Южной Азии, включая Восточное Средиземноморье. Возможно, средиземноморская часть ареала изолирована от основного.

Род **Hemianax Selys, 1883.** Состоит из 2 видов, ареалы которых разобщены. Один из них – H. ephippiger Burmeister, 1839 – заселяет и все Средиземноморье.

Поскольку Средиземноморье оказывается в центре ареала H. ephippiger, есть основание предполагать здесь центр возникновения вида и рода Hemianax.

Семейство *Corduliidae*

Космополитически распространенное семейство, насчитывающее в мировой фауне 47 родов. Есть основание считать что центр формирования семейства находится в Новом Свете, откуда его представители расселились почти всесветно и образовали вторичные очаги формообразования, в том числе в Средиземноморье, где семейство представлено 5 родами и 8 видами; из них 3 рода и 6 видов встречаются на Кавказе.

Род **Oxygastra Selys, 1871.** Монотипичный род, эндемичный для Западного Средиземноморья. Единственный вид – O. curtisi Dale, 1834 – имеет компактный ареал, охватываюший Пиренейский полуостров и большую часть Франции и материковой Европы. Однако, локальные очаги встреч этого вида известны в Италии, Швейцарии, Бельгии, Южной Англии. Существование узколокальных очагов распространения и единичных находок по пери-

ферии основного ареала позволяют предполагать, что ранее этот вид был широко распространен в Средиземноморье и даже выходил за его пределы.

Род **Macromia Rambur, 1842.** Крупнейший род семейства, объединяющий 112 видов. В Средиземноморье известен один вид – M. splendens Pictet, 1843, ареал которого сходен с ареалом ранее рассмотренного вида. Вероятно, вид является реликтовым эндемиком в фауне Средиземноморья, ареал которого сокращается, и для M. splendens этот процесс, видимо, вступил в завершающую стадию и его приходится признать вымирающим.

Род **Cordulia Leach, 1815.** Включает в себя 2 вида. Один из них – C. aenea L., 1758 – встречается по северным окраинам Средиземноморья, немногочислен и приурочен, в основном, к горным местностям. На Кавказе вид встречается всюду, но в Закавказье отмечается редко.

Род **Epitheca Burmeister, 1839.** Род можно считать евразиатским эндемиком, сформировавшимся на востоке Азии, откуда проник до Западной Европы, в том числе с севера Средиземноморья. Учитывая тенденцию к исчезновению локальных популяций и фрагментарность западной части видового ареала можно предполагать, что для Средиземноморья E. bimaculata является реликтовым и постепенно вымирающим видом. На Кавказе вид не найден, но известен в непосредственной близости от него.

Род **Somatochlora Selya, 1871.** Крупный род, насчитывающий примерно 40 видов. Большинство обитает в Америке. В Средиземноморье известно 4 вида, все они зарегистрированы и на Кавказе или в непосредственной близости от него: S. arctica Zetterstedt, 1840; S. alpestris Selys, 1840; S. flavomaculata V. d. L., 1825; S. metallica V. d. L., 1825 и S. meridionalis Nielsen, 1935.

Семейство *Libellulidae*

Наиболее обширное семейство фауны стрекоз, объединяющее 133 рецентных рода и почти 1000 видов.

Семейство считается эволюционно наиболее молодым. В Средиземноморье мы насчитываем 13 родов и 58 видов, из них на Кавказе известно 6 родов и 24 вида. Эти роды относятся к двум секциям и 4 подсемействам.

Подсемейство *Sympetrinae*

Род **Acisoma Rambur, 1842.** 4 вида, один из которых – A. panorpoides Rambur, 1842 – встречается на востоке Средиземноморья, где представлен двумя подвидами: A. p. panorpoides, A. p. pascalaphoides. Все остальные виды встречаются только на Африканском континенте. Можно предположить здесь центр происхождения рода. В целом род чужд Средиземноморью и образует здесь своеобразный “транзитный” фаунистический элемент.

Род **Brachythemis Brauer, 1868.** Насчитывает 6 видов, 2 из которых встречаются в Средиземноморье: B. leucosticta Burmeister, 1839; B. fuscopalliata Selys, 1887. Второй – эндемик региона.

Род **Crocothemis Brauer, 1868.** Род включает 10 видов. В пределах Средиземноморья обитает 3 вида, 2 из которых встречаются на Кавказе. Это C. sanguinolenta Burmeister, 1839, являющийся эфиопским по происхождению и C. erythraea, Brulle, 1832. Последний образует 2 подвида C. c. erythraea и C. c. chaldaeorum.

Род **Diplacodes Kirby, 1889.** По своему объему (10 видов) и общему ареалу род Diplacodes сходен с родом Crocothemis, но основным центром его формирования считается австралийско-индонезийская территория, откуда он заселил Азию и Африку. В Средиземноморье 1 вид – D. lefebvrei Rambur, 1842. Обычный вид восточного Средиземноморья.

Род **Sympetrum Newman, 1833.** Крупнейший, почти всесветно распространенный род подсемейства Sympetrinae. В Средиземноморье обитает 14 видов рода, из них 11 встречается на Кавказе: S. danae Sulzer, 1776; S. pedemontanum Allioni, 1776; S. depressiusculum Selys, 1841; S. striolatum Charp., 1840; S. flaveolum L., 1758; S. vulgatum L., 1758; S. decoloratum Selys, 1884; S. sinaiticum Dumont, 1977; S. meridionale Selys, 1841; S. haritonovi Borisov, 1983; S. tibiale Ris, 1897; S. sanguineum Mueller, 1764; S. fonscolombii Selys, 1840; S. nigrifemur Selys, 1884.

Несмотря на зоогеографический и экологический состав рода в Средиземноморье, этот регион следует признать одним из центров его формирования. Здесь имеются эндемичные виды и подвиды.

По богатству видов на относительно ограниченной территории особенно выделяется Кавказ, где сосредоточено 11 из 14 видов, свойственных всему региону, что подчеркивает его важнейшую роль как рефугиума фауны.

Подсемейство *Trithemistinae*

Род **Trithemis Brauer, 1868.** Эфиопский род, насчитывающий свыше 40 видов. В Средиземноморье зарегистрировано 4 вида: T. arteriosa Burmeister, 1839; T. annulata Pal. de Beanvois, 1805; T. kirbyi Selys, 1891; T. festiva Rambur, 1842.

Подсемейство *Trameinae*. Триба *Trameini*

Род **Pantala Hagen, 1861.** В составе рода 2 вида, один из которых – P. flavescens Fabricius, 1798 – обычен в африканской и азиатской частях Средиземноморья. На Кавказе встречается всюду, но спорадически.

Триба *Zyxommatini*

Род **Tholymis Hagen, 1867.** Род чужд для Средиземноморья, но один вид – T. tillarga Fabricius, 1798 – едва проникает в него из Южной Азии.

Подсемейство *Zygonychinae*

Род **Zygonyx Hagen, 1867.** По характеру распространения сходен с предыдущим видом. Центр развития находится в Эфиопской области. В Сре-

диземноморье встречается один из 4 видов – Z. torrida Kirby, 1889. Но он не свойственен региону, присутствие его представителя подтверждает широкий диапазон экологических условий, складывающихся в регионе.

Подсемейство *Palpopleurinae*

Род **Palpopleura Rambur, 1842.** Эфиопско-ориентальный род. Из 6 видов рода 5 обитает в Африке и 1 – в Азии. Этот вид P. sexmaculata Fabricius, 1787 доходит до восточных пределов Средиземноморья, образуя 2 подвида, один из которых встречается в регионе.

Подсемейство *Libellulinae*

Род **Libellula L., 1758.** Насчитывает 26 видов. В Старом Свете известно 6 видов, 3 из которых связаны со Средиземноморьем.

L. depressa L., 1758. Основной ареал лежит в Средиземноморье. На Кавказе обычен.

L. fulva Mueller, 1764. В Средиземноморье образует 2 подвида: L. f. fulva и L. f. pontica. На Кавказе вид немногочислен.

L. quadrimaculata L., 1758. Имеет необычный ареал, который обычно называют голарктическим или циркумбореальным, но он обширен не только в долготном, но и в широтном направлении. Вид разделяется на 4 подвида.

Род Libellula имеет первичный очаг видообразования в Америке и 2 вторичных очага: один – в Средиземноморье, где род представлен двумя почти эндемичными видами, один из которых разделен на 2 хорошо дифференцированных подвида; и другой – в Южной Азии, где имеется 3 эндемичных вида.

Род **Nesciothemis Longfield, 1955.** Небольшой эфиопский вид с 4-5 видами. Один из видов – N. farinosum Forster, 1898 – достигает пределов Средиземноморья.

Род **Orthetrum Newman, 1833.** Крупный, широко распространенный, насчитывающий свыше 60 видов род. Основным центром видообразования рода является Эфиопская область, где сосредоточена половина всех видов. Второй центр – Ориентальная область (18 эндемичных видов). Третий центр – Средиземноморский. Здесь обитает 15 видов, 8 из которых эндемичны или автохтонны для региона. Типичными для региона служат следующие виды: O. anceps Schneider, 1845; O. coerulescens Fabricius, 1798; O. brunneum Fonscolombe, 1837; O. cancellatum L., 1758; O. albistylum Selys, 1848; O. nitidinerve Selys, 1841; O. ransonneti Brauer, 1865; O. chrysostigma Burmeister, 1839; O. taeniolatum Schneider, 1845; O. sabina Drury, 1770; O. brachiale Pal. de Beauvois, 1805; O. abbotti Calvert, 1892; O. trinacria Selys, 1841; O. pruinosum Burmeister, 1839; O. triangulare Selys, 1878.

Средиземноморье служит для стрекоз рода Orthetrum одной из важнейших территорий, на которой шли видообразовательные процессы или формировались узловые участки ареалов широко распространенных видов.

Подсемейство *Leucorrhiniinae*

Род **Leucorrhinia Brittinger, 1850.** Бореальный род, насчитывающий 16 видов, 6 из которых европейские по происхождению и связаны со Средиземноморьем: L. caudalis Charp., 1840; L. albifrons Burmeister, 1839; L. pectoralis Charp., 1825; L. rubicunda L., 1758; L. dubia V. d. L., 1825; L. circassica Bartenef, 1929.

Род Leucorrhinia не является для Средиземноморья автохтонным. Пять из шести его европейских видов лишь проникают в регион с севера, зато вид L. circassica является эндемиком Кавказа.

Род **Selysiothemis Ris, 1897.** Род монотипический и представлен видом S. nigra V. d. L., 1825. Является эндемиком Средиземноморья. На Кавказе этот вид встречается локально. Один из очагов распространения находится в предгорной части Кабардино-Балкарии.

Род **Rhyothemis Hagen, 1867.** Тропический род, населяющий континенты Старого Света. В Средиземноморье проникает вид R. semihyalina Desjardins, 1832, с эндемичным средиземноморским подвидом R. s. syriaca.

Род **Urothemis Brauer, 1868.** Тропический эфиопско-ориентальный род, насчитывающий 9 видов. В Средиземноморье обитает один вид U. edwardsi Selys, 1849. Один подвид – U. e. hulae – известен только для озера Хула (север Израиля) и считается реликтом позднего плейстоцена.

Подотряд ***ZYGOPTERA***

Семейство *Platycnemididae*

Эфиопско-ориентальное семейство, включающее 24 рода, 2 из которых известны из Средиземноморья. Всего в регионе 7 видов, из них 2 встречаются на Кавказе.

Род **Calicnemia Strand, 1928.** Ориентальный род. Из 14 видов в Средиземноморье, его восточную часть, незначительно проникает один из видов – C. exima Selys, 1863.

Род **Platycnemis Burmeister, 1839.** Преимущественно тропический род, включающий 33 вида. Выделяют 3 центра видообразования: Эфиопский (18 видов), Индокитайский (9 видов) и Средиземноморский (6 видов).

Два Средиземноморских вида – P. latipex Rambur, 1842 и P. acutipennis Selys, 1841 – эндемичны для Западной Европы.

P. subdilatata Selys, 1879, эндемичен для африканской части Средиземноморья.

Вид P. kervillei Martin, 1909, эндемичен для Восточного Средиземноморья. Вид P. dealbata Selys, 1863, также заселяет Восточное Средиземноморье, в том числе и Кавказ.

Вид P. pennipes Pallas, 1771 – единственный широко распространенный вид из Средиземноморской группы рода.

Для рода Platycnemis Средиземноморье явилось важным плацдармом видообразовательных процессов. На Кавказе встречаются 2 вида рода, обнаруживая интересную закономерность: P. pennipes доминирует в западной половине Кавказа, тогда как P. dealbata встречается только в восточной и их ареалы практически викарируют.

Семейство *Coenagrionidae*

Самое крупное семейство подотряда Zygoptera, объединяющее в мировой фауне 85 родов и свыше 600 видов. В Средиземноморье семейство представлено небольшим числом таксонов – 10 родов и 39 видов, в том числе на Кавказе известно 5 родов и 17 видов.

Род **Agriocnemis Selys, 1869.** Тропический род. В пределы Средиземноморья проникают 2 вида из 42: A. sania Nielson, 1959 и A. pygmaea Rambur, 1842. В целом род несвойственен региону и проникает в него в качестве достаточно экзотического элемента.

Род **Coenagrion Kirby, 1890.** Типовой род семейства, включает в себя 36 видов, происхождение которых связано с 3 центрами видообразования: восточно-сибирским, китайским и европейско-средиземноморским. В регионе насчитываются 10 видов: C. mercuriale Charp., 1840; C. scitulum Rambur, 1842; C. caerulescens Fonscolombe, 1838; C. puella L., 1758; C. pulchellum V. d. L., 1825; C. hastulatum Charp., 1825; C. vernale Hagen, 1839; C. armatum Charp., 1840; C. hylas Trybom, 1889; C. ornatum Selys and Hagen, 1850., 7 из которых встречаются на Кавказе.

Род **Cercion Navas, 1907.** Насчитывает 10 видов, 9 обитают в Восточной Азии, а один эндемичен для Средиземноморья. Этот вид – C. lindeni Selys, 1840 – делится на 3 подвида.

Род **Ceriagrion Selys, 1876.** Крупный тропический род с 50 видами. В Средиземноморье встречается C. glabrum Burmeister, 1839, который незначительно проникает в регион и C. tenellum Villers, 1789 – эндемик Средиземноморья. Он образует 2 подвида: C. t. tenellum и C. t. nielseni Schmidt, 1953.

Род **Enallagma Charp., 1840.** Род имеет почти космополитическое распространение. Включает в себя примерно 70 видов, но систематика рода проработана недостаточно. В Средиземноморье (европейская часть региона) обитает вид E. cyathigerum Charp., 1840, а также вызывающие определенные сомнения африканский E. deserti Selys, 1871 и азиатский E. risi Schmidt, 1961.

Род **Erytromma Charp., 1840.** Маленький род, насчитывающий всего 2 вида. Один – E. najas Hansemann, 1823 – имеет Трансевразиатский ареал, на протяжении которого распадается на 3 подвида: E. n. najas, E. n. baicalensis, E. n. humerale. В Средиземноморье вид обитает в основном в северной части региона и представлен номинативным подвидом.

Второй вид рода – E. viridulum Charp., 1840 – типичный средиземноморский эндемик, ареал которого почти идеально вписывается в границы региона. Распадается на 2 подвида: E. v. viridulum и E. v. orientale Schmidt, 1960. На Кавказе вид обычен и представлен номинативным подвидом.

Род следует признать Средиземноморским, поскольку оба его вида тесно связаны с этим регионом. E. viridulum эндемичен для Средиземноморья и находится здесь, скорее всего, на месте своего формирования. E. najas хотя и широко распространился в умеренной полосе Евразии, но наибольшую численность и заселенность территории обнаруживает в западной части ареала.

Род **Ischnura Charp., 1840.** Крупный род, насчитывающий более 60 видов. Один из центров видообразования находится в Средиземноморье, где насчитывается 12 видов, большинство из которых автохтонны. Самым обычным и широко распространенным видом является I. elegans V. d. L., 1820. Образует 6 подвидов: I. e. ebneri; I. e. pontica; I. e. marquardti; I. e. magna; I. e. mortoni; I. e. elegans. На Кавказе вид многочисленен и встречается повсеместно.

Сходным, но менее простертым на север и восток ареалом обладает I. pumilio Charp., 1825. Обычный по всему Средиземноморью, включая Кавказ. Подвидов не образует.

Вид I. genei Rambur, 1842. Распространен на ряде островов Средиземного моря.

Вид I. graellsi Rambur, 1842 – эндемик Западного Средиземноморья. Малоизвестный вид I. saharensis Aquesse, 1958, как и предыдущий вид распространен в Северо-Западной Африке в Атласских горах.

Вид I. senegalensis Rambur, 1842 обладает огромным эфиопско-ориентальным ареалом. Раньше вид приводился для Кавказа, но позже была доказана ошибочность определения кавказских экземпляров, фактически относившихся к одной из цветовых форм вида I. fonntainei Morton, 1905, также заселяющего Южное и Восточное Средиземноморье, для которых он почти эндемичен. Последний вид обычен и во многих регионах Кавказа. Эндемиком Восточного Средиземноморья является также I. evansi Morton, 1919.

Следующие 3 вида с разным характером ареалов лишь проникают на восточные окраины Средиземноморья: I. forcipata Morton, 1907; I. aralensis Haritonov, 1979; I. aurora Brauer, 1865.

Род **Nehalennia Selys, 1850.** Небольшой и включает в себя 7 видов, 6 из которых распространены в Америке. Единственный в Евразии вид N. speciosa Charp., 1840, имеет трансевразиатский ареал. В Средиземноморье проникает локальным очагом только в пределы Альпийско-Карпатской горной страны. В целом для Средиземноморья род чужд.

Род **Pseudagrion Selys, 1876.** Большой род, включает 112 видов и распространен главным образом в тропиках Старого Света. В Средиземноморье проникают 5 видов: P. niloticum Dumont, 1978; P. hubicum Selys, 1876; P. sublacteum Karsch., 1893 (3 подвида); P. syriacum Selys, 1887. Единственный вид рода P. Syriacum, эндемичный для Средиземноморья, где его распространение ограничивается Левантом.

Род **Pyrrhosoma Charp., 1840.** Маленький род включает всего 2 вида. Один из них – P. nymphula Sulzer, 1776 – средиземноморский вид. На Кавказе известен по локальным находкам.

Семейство *Lestidae*

Космополитическое семейство, в состав которого входит 13 родов. Общепризнанно, что в бореальной Евразии, включая Средиземноморье, обитает только 2 рода, включающих 10 видов. Почти все они, кроме единственного вида, присутствуют и на Кавказе.

Род **Lestes Leach, 1815.** Очень крупный, повсеместно распространенный род. Насчитывает около 120 видов, в Средиземноморье обитают 7 видов: L. dryas Kirby, 1890; L. sponsa Hans., 1823; L. virens Charp., 1825; L. barbarus Fabricius, 1798; L. macrostigma Eversmann, 1836; L. viridis V. d. L., 1825 и L. umbrinus Selys, 1891. Кроме последнего вида, все встречаются на Кавказе, а вид L. viridis – эндемик Средиземноморья и разделен на 2 подвида: L. v. viridis и L. v. parvidens.

Род **Sympecma Burmeister, 1839.** Род включает 3 вида: S. fusca V. d. L., 1820; S. paedisca Brauer, 1877; S. gobica Foerster, 1900. Последний, центрально-азиатский вид, заходящий в Восточное Средиземноморье не западнее Кавказа. Встречается локально в основном в Кабардино-Балкарии.

Подотряд ***CALOPTERA***

Семейство *Euphaeidae*

Из 10 родов мировой фауны в Средиземноморье обитает единственный монотипический род Epallage.

Род **Epallage Charp., 1840**, представлен одним видом E. Fatime Charp., 1825. Вид почти эндемичен для Восточного Средиземноморья, выходя за его пределы только на восток, где он достигает Северной Индии.

Семейство *Calopterygidae*

Преимущественно тропическое семейство. Из 16 родов в Средиземноморье встречается единственный род Calopteryx. Род включает приблизительно 20 видов, из которых в Средиземноморье встречаются примерно 6 видов, из них на Кавказе – 3.

Вид C. virgo L., 1758, заселяет почти все Средиземноморье, образуя ряд подвидов: C. v. meridionalis Selys, 1853; C. v. virgo; C. v. festiva Brulle, 1832.

Вид C. splendens Harris, 1782, заселяет все Средиземноморье.

Вид C. haemorrhoidalis V. d. L., 1825 – эндемик Западного Средиземноморья и распадается на 3 подвида: номинативный и C. h. occasi Capra, 1945. В Северо-Западной Африке обитает C. exul Selys, 1853, эндемичный для района Атласских гор.

Из восточного Средиземноморья известна группа видов: C. syriaca Rambur, 1842; C. hyalina Martin, 1909; C. intermedia Selys, 1887; C. orientalis Selys, 1890; C. samarcandica Bartenef, 1911; C. waterstoni Schneider, 1984.

Фауна сирфид

Список видов сирфид и их распространение на Кавказе. Общее морфологическое строение представителей семейства представлено на рис. 3-13.

СПИСОК ВИДОВ

1. **Paragus aegyptius** Wiedemann. Распространение: Кавказ, Ср. Азия, Юж. Европа, Сев. Африка, Иран. Вид свойственен Средиземноморью.

2. **Paragus albifrons** Fallen. Распространение: Закавказье, европейская часть России, Зап. Европа.

3. **Paragus bicolor** Fallen. Распространение: Закавказье, европейская часть России, Зап. Европа.

4. **Paragus productus** Schiner. Распространение: Кавказ, средняя полоса и юг Зап. Европы.

5. **Paragus pulcherrimus** Strobl. Распространение: Закавказье, Таджикистан, средняя полоса и юг Зап. Европы.

6. **Paragus quadrifasciatus** Meigen. Распространение: Закавказье, европейская часть России (Ленинградская, Харьковская обл.), южная часть Ср. Европы и Юж. Европы.

7. **Paragus serratus** Fabricius. Единственный известный палеарктический вид (афроазиатской) тропической группы Paragus.

8. **Paragus tibialis** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Кольского полуострова до Крыма включительно, Ср. Азия.

9. **Baccha elongata** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Сибирь, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье и в предгорной части республики.

10. **Baccha obscuripennis** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Зап. Европа.

11. **Spathiogaster ambulans** Fabricius. Распространение: Кавказ, горы Ср.и Юж. Европы. В Кабардино-Балкарии встречается в ущелье Сукансу.

12. **Platychirus albimanus** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Кольского полуострова до Крыма, Сибирь (Алтай, Прибайкалье), Курильские острова, Зап. Европа, Сев. Америка. В Кабардино-Балкарии встречается в плоскостных районах.

13. **Platychirus clypeatus** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Сибирь, Юж. Приморье, Камчатка, Зап. Европа.

14. **Platychirus manicatus** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Зап. Европа. Ареал вида бореоальпийского типа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском, Суканском ущельях.

15. **Platychirus peltatus** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Сибирь, Сахалин. Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Суканском ущельях.

16. **Platychirus scutatus** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Сибирь. Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается на равнине и в предгорной части республики.

17. **Platychirus peltatus** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Сибирь. Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Суканском ущельях.

18. **Platychirus cyneus** Walker. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Зап. Европа. Ареал вида бореоальпийского типа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском, Суканском ущельях.

19. **Xanthandrus comptus** Harris. Распространение локальное: Кавказ, европейская часть России на север до Ленинградской обл., Юж. Приморье, Сахалин, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

20. **Melanostoma ambiguum** Fallen. Распространение: Закавказье, европейская часть России, Ср. Азия (Таджикистан), Сибирь (Якутия), Зап. Европа.

21. **Melanostoma mellinum** Linne. Распространение: Кавказ, Европа и палеарктическая Азия, Сев. Африка, Америка. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском, Суканском ущельях и в предгорной части республики.

22. **Melanostoma scalare** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Ср. Азия Сибирь (Алтай), Зап. Европа, Китай. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском ущельях и в предгорной части республики.

23. **Syrphocheilosia aterrima** Stackelberg. Род с одним видом, известным пока только на Кавказе.

24. **Pyrophaena rosarum** Fabricius. Распространение: Европейская часть России на север до Ленинградской обл., Сахалин, Курилы, Зап. Европа. Вид, свойствененный зоне широколиственных лесов Европы.

25. **Leucozona lucorum** Linne. Распространение: горные районы Кавказа, северная и средняя полоса европейской части России, Сибирь, Южн Приморье, Сахалин, большая часть Зап. Европы, Монголия, Япония, Сев. Америка. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском, Суканском ущельях.

26. **Eriozona syrphoides** Fallen. Распространение: горные районы Кавказа, северная и средняя полоса европейской части России, горы Киргизии, Приамурье, Юж. Приморье, Сахалин, Зап. Европа, Индия.

27. **Scaeva albomaculata** Macquart. Распространение: Кавказ, юг европейской части России, Ср. Азия, юг Зап. Европы, Сев. Африка, Малая Азия, Иран, Индия.

28. **Scaeva pyrastri** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России и Сибирь до Юж. Приморья, кроме крайнего севера, Ср. Азия, большая часть Зап Европы, Монголия. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Балкарском ущелье.

29. **Scaeva selenitica** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России, кроме крайнего севера, большая часть Зап. Европы, Сев. Африка, Малая Азия.

30. **Scaeva dignota** Ron. Распространение: Кавказ, европейская часть России и Сибирь до Юж. Приморья, кроме крайнего севера, Ср. Азия, большая часть Зап. Европы, Монголия. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

31. **Didea fasciata** Macquart. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Сибирь (Прибайкалье, Приамурье, Юж. Приморье) Сахалин, Зап. Европа, Япония. Вид свойственен, по преимуществу зонам лиственных лесов Палеарктики.

32. **Didea intermedia** Loew. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Сибирь, Юж. Приморье, Сахалин, Зап. Европа, Япония. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

33. **Syrphus albostriatus** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Ср. Азия (Таджикистан, Киргизия), Зап. Европа.

34. **Syrphus annulatus** Zetterstedt. Распространение: Кавказ, северная и средняя полоса европейской части России, Сибирь, Юж. Приморье, северная и средняя полоса Зап. Европы.

35. **Syrphus annulipes** Zetterstedt. Распространение: Кавказ, европейская часть от Ленинградской обл. до Уральской обл., Сибирь (Алтай, Прибайкалье), Юж. Приморье, Сахалин, северная и средняя полоса Зап. Европы. Ареал вида бореоальпийского типа.

36. **Syrphus auricollis** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская обл.; Крым), большая часть Зап. Европы, Сев. Африка.

37. **Syrphus balteatus** Degeer. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Ср. Азия, Сибирь, Зап. Европа, Китай, Япония, Юго-Вост. Азия.

38. **Syrphus bifasciatus** Fabricius. Распространение: Кавказ, лесостепная и степная зоны европейской части России, центральная часть и юг Зап. Европы.

39. **Syrphus braueri** Egger. Распространение: Кавказ, Крым. центр и юг Зап. Европы.

40. **Syrphus cinctellus** Zefcterstedt. Распространение: Горные районы Кавказа, северная и средняя полоса европейской части России, Сибирь, Сахалин, Зап. Европа.

41. **Syrphus cinctus** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская обл., Крым), Зап. Европа.

42. **Syrphus compositarum** Verrall. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. и Карелии до Костромской и Ярославской обл., Сибирь (Прибайкалье, Якутия), Камчатка, Сахалин, Зап. Европа.

43. **Syrphus corollae** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Ср. Азия, Сибирь: на восток до Юж. Приморья, Зап. Европа, Сев. Америка.

44. **Syrphus diaphanus** Zetterstedt. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская, Ярославская обл., Сев. Кавказ), Зап. Сибирь, Юж. Приморье, Зап. Европа.

45. **Syrphus eggeri** Schiner. Распространение: Кавказ, Киргизия, горы Центр. и Юж. Европы.

46. **Syrphus euchroinus** Kowarz. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская, Ярославская обл.), Сибирь (Прибайкалье), средняя полоса Зап. Европы.

47. **Syrphus grossulariae** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Нижнего Поволжья, Сибирь (Прибайкалье), Юж. Приморье, Камчатка, Сахалин, Зап. Европа. Вид более обычен в таежной и лесной зонах России.

48. **Syrphus guttatus** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Сахалин. В умеренной зоне вид свойственен по преимуществу лиственным лесам.

49. **Syrphus internimpens** Walker. Распространение: Закавказье, Ср. Азия (Таджикистан, Киргизия), юг Зап. Европы, Сев.-Вост. Африка. Ареал вида средиземноморского типа.

50. **Syrphus lapponicus** Zetterstedt. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Камчатка, Сахалин, север Зап. Европы. Ареал вида бореоальпийского типа.

51. **Syrphus lasiophthalmus** Zefcterstedt. Распространение: Кавказ, европейская часть России (север и средняя полоса), Сибирь. Зап. Европа.

52. **Syrphus latifasciatus** Macquart. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Сибирь, Юж. Приморье, Зап. Европа.

53. **Syrphus luniger** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Кольского полуострова до Крыма, Сев. Казахстан, горы Ср. Азии, Зап. Европа.

54. **Syrphus lunulatus** Meigen. Распространение: Кавказ, лесная и таежная зона европейской части России, Сибирь, северная и средняя полоса Зап. Европы.

55. **Syrphus nigritarsis** Zetterstedfc. Распространение: горные области Кавказа, европейская часть России (Ленинградская обл.), север Зап. Европы.

56. **Syrphus nitens** Zefcterstedfc. Распространение: горные области Кавказа, европейская часть России (лесные районы), Юж. Приморье, Сахалин, Зап. Европа.

57. **Syrphus ochrostoma** Zetterstedt. Распространение: Кавказ, лесная зона европейской части России, северная и средняя полоса Зап. Европы. Вид повсюду редкий, свойствененный по преимуществу лесной зоне Европы.

58. **Syrphus punctulatus** Verrall. Б. К.: Теберда. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская обл.), средняя полоса Зап. Европы на север до юга Финляндии.

59. **Syrphus ribesii** Linne. Распространение: Кавказ, вся европейская часть России, Ср. Азия, Сибирь, Зап. Европа, Сев. Америка. В Кабардино-Балкарии встречается повсеместно, во всех высотных поясах.

60. **Syrphus torvus** Osten-Sacken. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Мурманской обл. до Украины, Сибирь на восток до Юж. Приморья, Сахалин, Зап. Европа, Сев. Америка. Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам

61. **Syrphus tricinctus** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Сибирь (Алтай, Прибайкалье), Сахалин, Зап. Европа.

62. **Syrphus umbellatarum** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Харьковской обл., Сибирь (Базаиха), Сахалин, Зап. Европа.

63. **Syrphus venustus** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской области до Украины, Сибирь, Сахалин, Зап. Европа. Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам России.

64. **Syrphus vitripennis** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Кольского полуострова. Вид распространен более или менее равномерно по всем ландшафтным зонам Палеарктики, за исключением Крайнего Севера. В Кабардино-Балкарии встречается повсеместно, во всех высотных поясах

65. **Syrphus vittiger** Zetfcerstedt. Распространение: Кавказ, таежная и лесная зоны европейской части России, север и средняя полоса Зап. Европы.

66. **Metasyrphus corollae** Fabr. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается во всех высотных поясах.

67. **Metasyrphus flaviceps** Ron. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Чегемском ущельях.

68. **Dasysyrphus albostriatus** Fallen. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Черек-Безенгийском ущельях.

69. **Dasysyrphus tricinctus** Fallèn. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Суканском ущельях.

70. **Dasysyrphus lunulatus** Meig. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

71. **Sphaerophoria menthastri** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской до Одесской области, Сибирь (Прибайкалье, Приамурье), Зап. Европа.

72. **Sphaerophoria rueppelli** Wiedeinann. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Ср. Азия, Приамурье, Сахалин, Зап. Европа.

73. **Sphaerophoria sannatica** Bankowska. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская обл.), Польша.

74. **Sphaerophoria scripta** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Ср. Азия, Сибирь, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается повсеместно, во всех высотных поясах.

75. **Sphaerophoria philantus** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Ср. Азия, Сибирь, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

76. **Sphaerophoria turkmenica** Bankowska. Распространение: Кавказ, Туркмения, Таджикистан (Памир), Иран.

77. **Ischiodon scutellare** Fabricius. Распространение: Закавказье, Ср. Азия, Малая Азия, Иран, Индия, Зондский архипелаг.

78. **Xanthogramma citrofasciatum** Degeer. Распространение: Кавказ, европейская часть России на север до Ленинградской обл., Зап. Сибирь, Вост. Казахстан (Алма-Ата), Зап. Европа.

79. **Xanthogramma pedisequum** Harris. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Ср. Азия, Зап. Сибирь, Прибайкалье, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье и в предгорной части республики.

80**. Doros conopeus** Fabricius**.** Распространение: Закавказье, европейская часть России (свойственен по преимуществу зоне широколиственных лесов), Прибайкалье, Юж. Приморье, Зап. Европа.

81. **Chrysotoxum arcuatum** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Зап. Сибирь, Зап. Европа.

82. **Chrysotoxum bicinctum** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Сибирь, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается повсеместно, во всех высотных поясах.

83**. Chrysotoxum caucasicum** Sack.Beckег. Распространение: Кавказ, Ср. Азия (Алайский и Гиссарский хребты).

84. **Chrysotoxum cautum** Harris. Распространение: Кавказ, европейская часть России на север до южной части Ленинградской обл. Зап. Европа.

85. **Chrysotoxum cisalpinum** Rondani. Распространение: Закавказье, юг Зап. Европы. Типичный представитель средиземноморской фауны.

86. **Chrysotoxum elegans** Loew. Распространение: Закавказье, юг европейской части России, центр и юг Зап. Европы. Свойственен по преимуществу лесистым местностям.

87. **Chrysotoxum fasciolatum** Degeer. Распространение: Кавказ, средняя полоса европейской части России. Типичный представитель фауны бореальных лесов.

88. **Chrysotoxum festivum** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Украины, горы Ср. Азии, Сибирь (Алтай, Прибайкалье), Зап. Европа, Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам Палеарктики. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

89. **Chrysotoxum intermedium** Meigen. Распространение: Кавказ, Ср. Азия, Ср. и Юж. Европа, Сев. Африка, Малая Азия. Вид свойственен по преимуществу Средиземноморью.

90. **Chrysotoxum octomaculatum** Curtcis. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины и Нижнего Поволжья, Зап. Европа.

91. **Chrysotoxum parmense** Rondani. Распространение: Закавказье, Ср. Азия, юг Зап. Европы, Иран. Типичный представитель средиземноморской фауны.

92. **Chrysotoxum robustum** Portschinsky. Распространение: Закавказье, Иран.

93. **Chrysotoxum vernale** Loew. Распространение: Кавказ, европейская часть России.

94. **Chrysotoxum parvulum** Viol. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Украины, горы Ср. Азии, Сибирь (Алтай, Прибайкалье), Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Безенгийском ущелье.

95. **Epistrophe eligans** Harris. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

96. **Epistrophe grossulariae** Meig. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Суканском и Черек – Балкарском ущельях.

97. **Epistrophe nitidicollis** Meig. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

98. **Epistrophe leiophthalma** Egger. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

99. **Episyrphus balteatus** DeGeer. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается во всех высотных поясах.

100. **Eupeodes flaviceps** Rondani. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Суканском ущельях.

101. **Eupeodes corollae** Fabr. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается во всех высотных поясах.

102 **Eupeodes lapponicus** Zett. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье и в предгорной части республики.

103. **Eupeodes puncitifer** Frey. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Чегемском ущельях.

104. **Eupeodes luniger** Meig. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Чегемском ущельях и в предгорной части республики.

105. **Paragus kitenchievi** Bark & Goguz. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Чегемском ущелье.

107. **Paragus majoranae** Rondani. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

108. **Paragus quadrifasciatus** Meig. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

109. **Paragus kopdagensis** Hayt. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Чегемском ущелье.

110. **Paragus constrictus** Simic. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Суканском ущелье.

111. **Paragus haemorrhous** Meig. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

112. **Melangyna compositarum** V. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

113. **Melangyna labiotarum** Verral. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

114. **Melangyna cincta** Fallen. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Чегемском ущелье.

115. **Melangyna savtchenkoi** Viol. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

116. **Melangyna umbellatarum** F. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

117. **Rhingia campestris** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России на север до Ленинградской обл., Сибирь (Алтай, Прибайкалье), Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Суканском ущелье.

118. **Rhingia rostrata** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Зап. Сибирь (Алтай), Зап. Европа.

119. **Hammerschmidtia ferruginea** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Архангельская, Ленинградская, Могилевская, Ярославская обл.), Зап. Сибирь, большая часть Зап. Европы. Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зоне.

120. **Brachyopa bicolor** Fallen. Распространение: Кавказ (Талыш), европейская часть России. Вид свойственен по преимуществу зоне широколиственных лесов Палеарктики.

121. **Brachyopa pilosa** Collin. Распространение: Кавказ, северо-запад европейской части России (юг Ленинградской обл.). Вид свойственен зоне широколиственных лесов Европы.

122. **Liogaster metallina** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Крыма, Юго-Вост. Казахстан, Сибирь (Прибайкалье), большая часть Зап. Европы.

123. **Liogaster splendida** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России на север до Ленинградской обл., Ср. Азия, юг Сибири до Юж. Приморья, большая часть Зап. Европы.

124. **Orthoneura brevicornis** Loew. Распространение: Кавказ, средняя полоса и юг европейской части России, средняя полоса и юг Зап. Европы.

125. **Orthoneura elegans** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Сибирь (Прибайкалье), Юж. Приморье, Сахалин, большая часть Зап. Европы. Вид свойственен по преимуществу лесным районам.

126. **Orthoneura frontalis** Loew**.** Распространение: Кавказ, центр и юг европейской части России, Туркмения, Узбекистан, юг Европы, Малая Азия.

127. **Orthoneura longicomis** Loew. Распространение: Закавказье (Талыш), Таджикистан, Южн Европа, Малая Азия, Иран. Типичный представитель средиземноморской фауны.

128. **Orthoneura nobilia** Fallen. Распространение: горные районы Кавказа, европейская часть России на север до Архангельской обл., горы Ср. Азии (Гиссарский хребет), Зап. Сибирь (Алтай), большая часть Зап. Европы. Вид, свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам Европы.

129. **Orthoneura pilifacies** Stackelberg. Распространение: Закавказье, горы Ср. Азии (Гиссарский хребет).

130. **Orthoneura splendens** Meigen. Распространение: Закавказье (Талыш), Крым, Ср. и Юж. Европа, Сев. Африка. Ареал вида средиземноморского типа.

131. **Chrysogaster chalybeate** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Зап. Европа.

132. **Chrysogaster macquarti** Loew. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Украины (Киевская, Харьковская и Полтавская обл.), Сибирь: на восток до Прибайкалья, Зап. Европа. Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам России.

133. **Chrysogaster musatovi** Stackelberg. Распространение: Кавказ (горы), Ср. Азия (горы). Вид, обладающий ареалом восточно-средиземноморского типа.

134. **Chrysogaster solstitialis** Fallen**.** Распространение: Кавказ, европейская часть России, Зап. Европа.

135. **Chrysogaster tumeecens** Loew. Распространение: Закавказье, юго-восток европейской части России.

136. **Chrysogaster viduata** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Зап. Европа.

137. **Chrysogaster basalis** Loew. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

138. **Myiolepta luteola** Gmelin. Распространение: Закавказье, юг Украины, Крым, средняя и южная полоса Зап. Европы.

139. **Myiolepta nigritarsis** Coe. Распространение: Армения, Балканский полуостров.

140. **Myiolepta obscura** Becker. Распространение: Кавказ, средняя полоса Зап. Европы.

141. **Myiolepta potens** Harris. Распространение: Закавказье, средняя полоса и юг Зап. Европы. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

142. **Ferdinandea aurea** Rondani. Распространение: Кавказ, Юж. Европа (Италия). В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

143. **Ferdinandea cuprea** Scopoli. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Юж. Приморье, Зап. Европа. Вид свойственен по преимуществу зоне широколиственных лесов Палеарктики.

144. **Cheilosia albipila** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская, Московская, Полтавская обл.), большая часть Зап. Европы.

145. **Cheilosia albitarsis** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Украины, Сибирь (Алтай, Прибайкалье), Зап. Европа, Сев. Африка. В Кабардино-Балкарии встречается в Суканском ущелье.

146. **Cheilosia armeniaca** Stackelberg. Распространение: Закавказье. Вид известен пока только в Закавказье.

147. **Cheilosia bergenstammi** Becker. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская обл.), средняя полоса Зап. Европы.

148. **Cheilosia canicularis** Panzer. Распространение: Кавказ, Закарпатье, горы Центр. Европы. Ареал вида бореоальпийского типа с центром процветания в горах южной зоны. В Кабардино-Балкарии встречается в Суканском ущелье.

149. **Cheilosia conope** Becker. Распространение: Кавказ, Украина, Оренбургская обл., центр Зап. Европы.

150. **Cheilosia flavipes** Panzer. Распространение: Закавказье, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины и Нижнего Поволжья, средняя полоса Зап. Европы.

151. **Cheilosia gigantea** Zetterstedt. Распространение: Кавказ, европейская часть России. Вид свойственен по преимуществу лесной зоне Палеарктики. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

152. **Cheiloeia grisella** Becker. Распространение: Кавказ, горы средней полосы Зап. Европы.

153. **Cheilosia impressa** Loew. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины (Полтавская обл.) и Оренбургская обл., Сев.-Зап. и Вост. Казахстан, Сибирь (Алтай), Юж. Приморье,

Камчатка, Сахалин, Курильские острова, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Суканском и Черек-Безенгийском ущельях.

154. **Cheilosia impudens** Becker. Распространение: Кавказ, горы средней полосы Зап. Европы (Швейцария, Австрия).

155. **Cheilosia intonsa** Loew. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, большая часть Зап. Европы. Вид свойственен по преимуществу лесной зоне Европы.

156. **Cheilosia latifacies** Loew. Распространение: Кавказ, юг европейской части России, центр и юг Зап. Европы.

157. **Cheilosia melanura** Becker. Распространение: Кавказ, горы Центр. Европы.

158. **Cheilosia mutabilia** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть от Архангельской обл. до Украины; Сибирь (Алтай, Прибайкалье), большая часть Зап. Европы. Вид свойственен по преимуществу лесной зоне Палеарктики.

159. **Cheilosia nigripes** Meigen**.** Распространение локальное – Кавказ, европейская часть. Вид свойственен по преимуществу лесной зоне Палеарктики.

160. **Cheiloeia omissa** Becker. Распространение: Кавказ, Центр. Европа.

161. **Cheiloeia pagana** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Соловецких островов и Ленинградской обл. до Украины, Сибирь (Алтай), Юж. Приморье, Зап. Европа, Сев. Америка.

162. **Cheilosia pallipes** Loew. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская, Новгородская обл.), Сахалин, Курилы, Зап. Европа (центр, Финляндия), Сев. Америка. Вид свойственен по преимуществу зоне широколиственных лесов Палеарктики.

163. **Cheiloeia pictipennis** Egger. Распространение: Кавказ, Архангельская обл., Алтай, горы Центр. Европы. Ареал вида бореоальпийского типа.

164. **Cheilosia pollinifacies** Stackelberg. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

165. **Cheilosia portschinskiana** Stackelberg. Распространение: Кавказ. Вид, по всей вероятности, эндемичен для Кавказа. В Кабардино-Балкарии встречается Баксанском и Суканском ущельях.

166. **Cheilosia peeudogrossa** Stackelberg. Распространение: Кавказ.

167. **Cheilosia ruralis** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Сибирь (Прибайкалье), Юж. Приморье, большая часть Зап. Европы. Обычный весенний вид таежной и лесной зон Палеарктики.

168. **Cheilosia sareptana** Becker. Распространение: Кавказ, Украина, Нижнее Поволжье, Балканский полуостров.

169. **Cheilosia schnabli** Becker. Распространение: Кавказ, юг европейской части России (Украина, Нижнее Поволжье). В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском, Суканском, Черек-Балкарском ущельях.

170. **Cheilosia scutellata** Fallen. Распространение: Кавказ европейская часть России. Вид свойственен по преимуществу лесной зоне Палеарктики. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Суканском ущельях, в предгорной и равнинной части республики.

171**. Cheilosia soror** Zetterstedt. Распространение: Кавказ, Украина, включая Крым, Молдавия, средняя полоса и юг Зап. Европы.

172. **Cheilosia transcaucasica** Stackelberg. Распространение: Кавказ. Вид за пределами Кавказа пока не известен. В Кабардино-Балкарии встречается Суканском ущелье.

173. **Cheilosia variabilis** Panzer. Распространен локально: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины и Юж. Приуралья, Сев. Казахстан, Зап. Европа. Вид свойственен по преимуществу зоне лиственных лесов Европы. В Кабардино-Балкарии встречается Суканском и Черек-Балкарском ущельях.

174. **Cheilosia velutina** Loew. Распространение: Кавказ, европейская часть России. Вид свойственен по преимуществу зоне лиственных лесов и лесостепи Европы и Зап. Сибири.

175. **Cheilosia aerae** Dufour. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

176. **Cheilosia vernalis** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Сибирь: на восток до Прибайкалья, Зап. Европа. Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам Палеарктики. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

177. **Cheilosia vulpina** Meigen. Распространение вида спорадичное: Кавказ, средняя полоса европейской части России (Ярославская обл.), Зап. Европа..

178. **Cheilosia zetterstedti** Becker. Распространение: Кавказ, средняя и южная (Балканский полуостров) полосы Зап. Европы.

179. **Cheilosia proxima** Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Суканском ущельях.

180. **Cheilosia cumanica** Sziladi. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Суканском ущельях.

181. **Cheilosia urbana** Meigen. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Суканском ущельях.

182. **Cheilosia melanopa** Zett. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

183. **Cheilosia vicina** Zett. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

184. **Cheilosia corbonaria** Egg. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

185. **Cheilosia conifacies** Stack. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

186. **Cheilosia canicularis** Panzer. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

187. **Callicera aenea** Fabricius. Распространение локальное: Кавказ, Крым, Московская обл., окр. Пензы, Приамурье, Сахалин, Зап. Европа.

188. **Ca1lcera rufa** Schummel. Распространение: Кавказ, средняя полоса и юг Зап. Европы.

189. **Neoascia floralis** Meigen. Распространение: Кавказ, Зап. Европа (Польша, Чехословакия, Австрия, Югославия).

190. **Neoascia geniculata** Meigen. Распространение: Закавказье, европейская часть России от Кольского полуострова до Украины, Сибирь (Алтай, Прибайкалье, Якутия), северная и средняя полосы Зап. Европы.

191. **Neoascia interrupta** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская и Ярославская обл.), Зап. Сибирь (Томская обл.), северная и средняя полосы Зап. Европы.

192. **Neoascia monticola** Stackelberg. Распространение: Кавказ.

193. **Neoascia obliqua** Coe. Распространение: Кавказ, Предкавказье, Крым, средняя полоса Зап. Европы.

194. **Neoascia pavlovskyi** Stackelberg. Распространение: Кавказ, Ср. Азия (Гиссарский хребет). В Кабардино-Балкарии встречается в Суканском ущелье.

195. **Neoascia podagrica** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской и Новгородской обл. до Украины и Сев. Кавказа, Прибайкалье, большая часть Зап. Европы.

196. **Sphegina clunipes** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская обл., Башкирия), Юж. Приморье, Зап. Европа. Вид свойственен по преимуществу зоне лиственных лесов.

197. **Sphegina verecunda** Collin. Распространение: Кавказ, Ср. Европа.

198. **Psilota anthracina** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская обл.), ср. Европа. Вид распространен спорадично и повсюду редок.

199. **Pipiza austriaca** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская, Ярославская, Московская обл.), Зап. Сибирь (Алтай), Зап. Европа (кроме севера).

200. **Pipiza festiva** Meigen. Распространение: Кавказ, юг европейской части России (Украина), Зап. Казахстан, Юж. Приморье, средняя и южная полосы Зап. Европы.

201. **Pipiza noctiluca** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, Зап. Европа.

202. **Heringia senilis** Sack.. Распространение: Кавказ, юг европейской части России, Юж. Европа (Балканский полуостров). В Кабардино-Балкарии встречается в Чегемском, Суканском ущельях, в предгорной части республики.

203. **Pipizella curvitibia** Stackelberg. Распространение: Закавказье (Армения, Талыш). За пределами Закавказья вид пока не известен.

204. **Pipizella mesasiatica** Stackelberg. Распространение: Кавказ (Дагестан, Азербайджан), Ср. Азия (Гиссарский хребет).

205. **Pipizella varipes** Meigen. Распространение: Закавказье. средняя полоса Зап. Европы, Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

206. **Pipizella virens** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Сибирь, Зап. Европа, Сев. Иран, Монголия.

207. **Pipizella anullata** Macquart. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском и Чегемском ущельях.

208. **Pipizella divicoi** Goeldlin. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском, Суканском ущельях и предгорной части республики.

209. **Cnemodon latitarsie** Egger. Распространение: Кавказ, ср. и юж. Европа.

210. **Cnemodon vitripennis** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской области до Предкавказья, Сибирь, Сахалин, Зап. Европа.

211. **Chamaesyrphus scaevoides** Fallen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская обл.), север и средняя полоса Зап. Европы.

212. **Volucella bombylans ab. caucasica** Portschinsky. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Чегемском ущелье.

213. **Volucella inanis** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России на север до Московской обл., Сахалин, Зап. Европа, на север до юга Финляндии.

214. **Volucella inflata** Fabricius. Распространение: Кавказ, юг европейской части России, средняя полоса и юг Зап. Европы.

215. **Volucella pellucens** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Крыма, Сибирь (Алтай, Прибайкалье), Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском, Суканском ущельях.

216. **Volucella zonaria** Poda. Распространение: Кавказ, юг европейской части России, горы Ср. Азии, ср. и Юж. Европа, Сев. Африка, Иран. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

217. **Eristalinus sepulcralis** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Соловецких островов до Крыма, Ср. Азия, Сибирь на восток до Юж. Приморья, Зап. Европа, Сев. Африка, Передняя Азия. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

218. **Eristalinus auneus** Scopoli. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Суканском, Черек-Балкарском ущельях.

219. **Lathyrophthalmus aeneus** Scopoli. Распространение: Кавказ, европейская часть России на север до Ленинградской обл., Ср. Азия, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

220. **Lathyrophthalmus quinquelineatus** Fabricius. Распространение: Закавказье, Ср. Азия. Юж. Европы, Сев. Африка, Передняя Азия.

221. **Eristalodes taeniops** Wiedemann. Распространение: Закавказье. Юж. Европа, Сев. Африка, Передняя Азия, Индия.

222**. Eristalis (Eriatalomyia) tenax** Linne. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается во всех высотных поясах.

223. **Eristalis alpinus** Panzer. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Кавказа, Сибирь (Алтай), Сахалин, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Безенгийском ущелье.

224. **Eristalis arbustorum** Linne. На Кавказе обычен. Распространение: вся Россия, кроме крайнего•севера, Зап. Европа, Сев. Африка, Иран. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Суканском, Черек-Балкарском ущельях.

225. **Eristalis horticola** Degeer. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Украины, Сахалин; Зап. Европа. Один из характерных представителей фауны таежной и лесной зон Европы.

226. **Eristalis jugorum** Egger. Распространение: Кавказ, Закарпатье, горы Центр. Европы. Один из наиболее типичных представителей альпийской фауны Европы.

227. **Eristalis intricarius** Linne. Распространение: Кавказ (Колхида), европейская часть России от Кольского полуострова до Молдавии и Уральской обл., Зап. Сибирь (Алтай), Зап. Европа. Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам Европы. На Кавказе обладает, по-видимому, островным распространением.

228. **Eristalis nemorum** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России. Характерный представитель таежной и лесной фаун Палеарктики.

229. **Eristalis pertinax** Scopoli. Распространение: Кавказ, европейская часть России на север до Ленинградской обл. (Штакельберг, 1965), Зап. Европа, кроме севера. Вид свойственен по преимуществу зоне лиственных лесов Европы. В Кабардино-Балкарии встречается во всех высотных поясах.

230. **Eristalis pratorum** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, Зап. Европа.

231. **Eristalis rupium** Fabricius. Распространение: Кавказ, вся европейская часть России, Сибирь до Якутии, Зап. Европа. Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам Палеарктики. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Суканском, Черек-Балкарском ущельях.

232. **Eristalis albustorum** L. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Суканском, Черек-Балкарском ущельях.

233. **Eristalis vitripenis** Stobl. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Безенгийском ущелье.

234. **Myiatropa florea** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Крыма, Зап. Европа. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском, Чегемском, Суканском ущельях.

235. **Myiatropa semonovi** Smirnov. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Безенгийском ущелье.

236. **Helophilus peregrinus** Loew. Распространен спорадично – Кавказ, юг европейской части России, Ср. Азия, Юж. Европа, Сев. Африка.

237. **Helophilus continuus** Loew. Распространение: Кавказ, Казахстан, Ср. Азия, Алтай, Прибайкалье, Юж. Приморье, Монголия, Сев.-Вост. Китай.

238. **Helophilus pendulus** Linne. Распространение локальное: Кавказ, европейская часть России от Архангельской обл. до Юж. Украины, Сибирь (Алтай), Камчатка, Сахалин, большая часть Зап. Европы. Вид свойственен по преимуществу таежной и лесной зонам Палеарктики. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

239. **Helophilus trivittatus** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России. Вид свойственен по преимуществу лесной, лесостепной и степной зонам Палеарктики. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Безенгийском ущелье.

240. **Helophilus (Parhelophilus) frutetorum** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России на север до Ленинградской обл., Юго-Вост. Казахстан, Зап. Европа.

241. **Helophilus (Parhelophilus) versicolor** Fabricius. Распространение: Закавказье, европейская часть России от Ленинградской обл. до юж. Украины, Юго-Вост. Казахстан, большая часть Зап. Европы.

242. **Helophilus lunulatus** Meigen. Распространение: Закавказье, европейская часть России от Ленинградской обл. до юж. Украины, сев. Киргизия, Сибирь (Алтай, Прибайкалье, Якутия), Юж. Приморье, Камчатка, Сахалин, Зап. Европа.

243. **Helophilus transfugus Linne.** Распространение: Кавказ (Талыш), европейская часть России от Ленинградской обл. до Украины, северная и средняя полосы Зап. Европы.

244. **Helophilus continuus** Loew. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Безенгийском ущелье.

245. **Helophilus parallelus** Loew. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается на равнине.

246. **Mallota fuciformis** Fabricius. Распространение: Кавказ, Ср. и Юж. Европа, Сев. Иран.

247. **Merodon aberrans** Egger. Распространение: Кавказ, Белгородская обл., Украина, Ср. и Юж. Европа, Малая Азия.

248. **Merodon aeneus** Meigen. Распространение: Кавказ, центр и юг Зап. Европы, Малая Азия.

249. **Merodon alagoezicus** Parainonov. Распространение: Кавказ. Вид, по всей вероятности, является эндемичным для Кавказа.

250. **Merodon albifrons** Meigen. Распространение: Кавказ, Крым, средняя и южная полосы Зап. Европы.

251. **Merodon batumicus** Paramonov. Распространение: Кавказ. Вид эндемичный для Кавказа.

252. **Merodon brevis** Paramonov. Вид известен пока только на Кавказе.

253. **Merodon caucasicus** Portschinsky. Распространение локальное: Кавказ. Вне пределов Кавказа не известен.

254. **Merodon cinereus** Fabricius. Распространение: Кавказ, Закарпатская обл, горы Ср. и Южн Европы.

255. **Merodon distinctus** Palma. Распространение локальное: Закавказье, Юг Зап. Европы (Италия, Греция). Ареал вида средиземноморского типа.

256. **Merodon erivanicus** Paramonov. Распространение: Кавказ.

257. **Merodon femoratus** Sack. Распространение: Кавказ, Крым, Оренбургская обл. юг Зап. Европы, Малая Азия.

258. **Merodon graecus** Loew. Распространение: Кавказ, Белгородская обл., Молдавия, Одесская обл., Крым, Юг Зап. Европы, Малая Азия.

259. **Merodon gudaurensis** Portschinsky. Распространение: Кавказ. По-видимому, кавказский эндемик.

260. **Merodon kiritshenkoi** Stackelberg. Распространение: Кавказ. По-видимому, кавказский эндемик.

261. **Merodon longicomis** Sack. Распространение: Кавказ (Армения), юго-восток европейской части России.

262. **Merodon nanus** Sack. Распространение локальное: Кавказ, Турция.

263. **Merodon portschinskii** Stackelberg. Распространение: горные области Кавказа. Вид, вероятно, эндемичный для Кавказа.

264. **Merodon pruni** Rossi. Распространение: Кавказ, Крым, Туркмения, юг Зап. Европы, Сев. Африка, Передняя Азия. Ареал вида средиземноморского типа.

265. **Merodon ruficornis** Meigen. Распространение: Кавказ, юг европейской части России.

266. **Merodon spinipes** Fabricius. Распространение: Кавказ, юг Украины (Одесская обл., Крым) средняя полоса и юг Зап. Европы.

267. **Merodon tricinctus** Sack. Распространение: Кавказ, Крым, юг Зап. Европа, Малая Азия.

268. **Merodon velox** Loew. Распространение: Кавказ, юг Зап. Европа, Малая Азия.

269. **Merodon rufipes** Sack. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Безенгийском ущелье.

270. **Merodon equestris** Fabr. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

271. **Exmerodon dichopticus** Stackelberg. Распространение: Закавказье.

272. **Exmerodon fulcratus** Becker. Распространение: Кавказ, Иран. Вид свойственен восточному Средиземноморью и повсюду, по-видимому, редкий.

273. **Eumerus amoenus** Loew. Распространение: Закавказье, Ср. Азия (Гиссарский хребет), юг Зап. Европы, Сев. Африка, Малая Азия.

274. **Eumerus annulatus** Panzer. Распространение: Кавказ, средняя полоса и юг Зап. Европы.

275. **Eumerus argyropus** Loew. Распространение: Кавказ, Малая Азия, юг Зап. Европы.

276. **Eumerus armenorum** Sfcackelberg. Распространение: Кавказ. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

277. **Eumerus caucasicus** Stackelberg. Распространение: Кавказ.

278. **Eumerus falsus** Becker. На Кавказе известен один вид. Распространение: Закавказье, горы Туркмении и Таджикистана, Малая Азия, Сирия, Иран.

279. **Eumerus hissaricus** Stackelberg. Распространение: Закавказье, Таджикистан (предгорья Гиссарского хребта).

280. **Eumerus merodonoides** Stackelberg. Вид известен в одном экземпляре, собранном в окрестностях Армении.

281. **Eumerus ornatus** Meigen. Распространение: Закавказье, центр и юг европейской части России (Рязанская, Харьковская обл., Крым), Зап. Европа, кроме севера.

282. **Eumerus pavlovskii** Stackelberg. Вид известен в одном экземпляре в Армении.

283. **Eumerus persicus** Stackelberg. Распространение: Закавказье (Армения).

284. **Eumerus sogdianus** Stackelberg. Распространение: Закавказье, Казахстан, Таджикистан, Узбекистан, Киргизия (предгорья), Румыния, Китай.

285. **Eumerus sulcitibius** Rondani Распространение: Закавказье (Азербайджан), Крым, юг Зап. Европы (Италия).

286. **Eumerus tarsalis** Loew. Распространение: Закавказье, центр европейской части России, средняя полоса и юг Зап. Европы.

287. **Eumerus tricolor** Meigen. Распространение: Кавказ, средняя полоса и юг европейской части России на север до Ярославской обл., на юг до Крыма, Ср. Азия (окр. Ташкента), Зап. Сибирь, средняя полоса и юг Зап. Европы.

288. **Eumerus tuberculatus** Rondani. Распространение: Закавказье, европейская часть России на север до Кольского полуострова, на юг до Украины, Сибирь (Томск, Прибайкалье, Чита), Зап. Европа, Сев. Китай.

289. **Arctophila bequaerti** Herve-Bazin. Распространение: Кавказ, Юж. Европа (Балканский полуостров), Малая Азия.

290. **Arctophila bombifonnis** Fallen. Распространение: Кавказ, Закарпатье, Зап. Европа от Финляндии до сев. Италии.

291. **Sericomyia borealis ciscaucasica** Stackelberg. Подвид известен только с Кавказа. При наличии большого материала, возможно, будет доказана видовая самостоятельность этой формы.

292. **Conosyrphus volucellinus** Portschinsky Распространение: Кавказ. Один из наиболее своеобразных эндемичных видов кавказской фауны *Syrphidae.* Второй вид этого рода свойственен арктической Сибири.

293. **Criorrhina berberina** Meigen. Распространение: Кавказ, средняя полоса и юг Зап. Европы.

294а. **Criorrhina berberina** ab. **oxyacanthae** Meigen. Распространение: Кавказ, средняя полоса и юг Зап. Европы.

295. **Criorrhina floccosa** Meigen. Распространение: Кавказ, средняя и южная Европа на север до юж. Швеции.

296. **Criorrhina portschmskii** Stackelberg. Распространение: Кавказ (Предкавказье, Грузия, Армения, Азербайджан).

297. **Criorrhina ranunculi** Panzer. Распространение: Закавказье (Талыш), европейская часть России, Зап. Европа, кроме севера, Япония.

298. **Criorrhina talyshensis** Sfcackelberg. Распространение: Закавказье.

299. **Tropidia scita** Harris. Распространение: Закавказье (Талыш), европейская часть России (Ленинградская обл.), Сахалин. Зап. Европа.

300. **Xylota abiens** Meigen. Распространение: Закавказье, европейская часть России (Ленинградская, Харьковская обл.), Зап. Европа.

301. **Xylota florum** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России, Зап. Сибирь, Зап. Европа.

302**. Xylota ignava** Panzer. Распространение: Закавказье, европейская часть и Сибирь, кроме крайнего севера, горы Ср. Азии, Зап. Европа, Монголия, п-ов Корея, Япония. В Кабардино-Балкарии встречается в Суканском ущелье.

303. **Xylota lenta** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России (Ленинградская, Харьковская обл.), Зап. Европа на север до юга Финляндии. Вид свойственен по преимуществу зоне широколиственных лесов Европы.

304. **Xylota pigra** Fabricius. Распространение: Кавказ, европейская часть России, кроме юга, Сибирь, горный Казахстан, северная и средняя полосы Зап. Европы. Вид свойственен хвойным, по преимуществу сосновым лесам.

305. **Xylota segnis** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек – Балкарском ущелье и в предгорной части республики.

306. **Xylota silvarum** Linn. Распространение: Кавказ, европейская часть России от Ленинградской обл. до Крыма, большая часть Зап. Европы. В Кабардино-Балкарии встречается в предгорной части республики.

307. **Xylota tarda** Meigen. Распространение: Кавказ, европейская часть России. В Кабардино-Балкарии встречается в Баксанском ущелье.

308. **Xylota xanthocnema** Collin. Распространение: Кавказ, запад европейской части России (Ленинградская, Смоленская обл.), средняя полоса Зап. Европы, Англия.

309. **Syritta pipiens** Linne. Распространение: Кавказ, европейская и азиатская части России, Зап. Европа, Африка, Азия, Америка. В Кабардино-Балкарии встречается в Черек-Балкарском ущелье и предгорной части республики.

310. **Brachypalpus chrysites** Egger. Распространение: Сев. Кавказ, средняя полоса Зап. Европы.

311. **Brachypalpus eunotus** Loew. Распространение: Кавказ, горы Средней Европы.

312. **Temnostoma ineridionale** Krivosheina. Распространение: Кавказ, европейская часть России.

313. **Temnostoina vespiforme** Linne. Распространение: Кавказ, европейская часть России.

314. **Spilomyia digitata** Rondani. Распространение: Предкавказье (Геленджик), Армения и Туркмения, юг Зап. Европы, Сев. Африка. Вид, характерный для Средиземноморья.

315. **Spilomyia diophthalma** Linne. Распространение: Кавказ (лесные районы), европейская часть России, кроме крайнего севера, большая часть Зап. Европы. Вид свойственен по преимуществу лесной зоне Палеарктики.

316. **Spilomyia gussakovskii** Sfcackelberg. Распространение: Закавказье, Таджикистан (Гиссарский хребет).

317. **Spilomyia manicata** Rondani. Распространение: Кавказ, Украина (Харьковская обл.), юг Зап. Европы.

318. **Calliprobola aurea** Sack. Распространение: Закавказье (Талыш). Один из характерных эндемичных видов *Syrphidae* реликтовых лесов юго-восточного Закавказья.

319. **Calliprobola speciosa** Rossi. Распространение: Кавказ (лесные районы), запад и юг европейской части России, средняя и южная Европа.

320. **Milesia crabroniformis** Fabricius. Распространение: Кавказ, Юж. Европа.

321. **Milesia semiluctifera** Rossi. Распространение: Кавказ, Туркмения (Копет-Даг), Юж. Европа. Вид характерен для Средиземноморья.

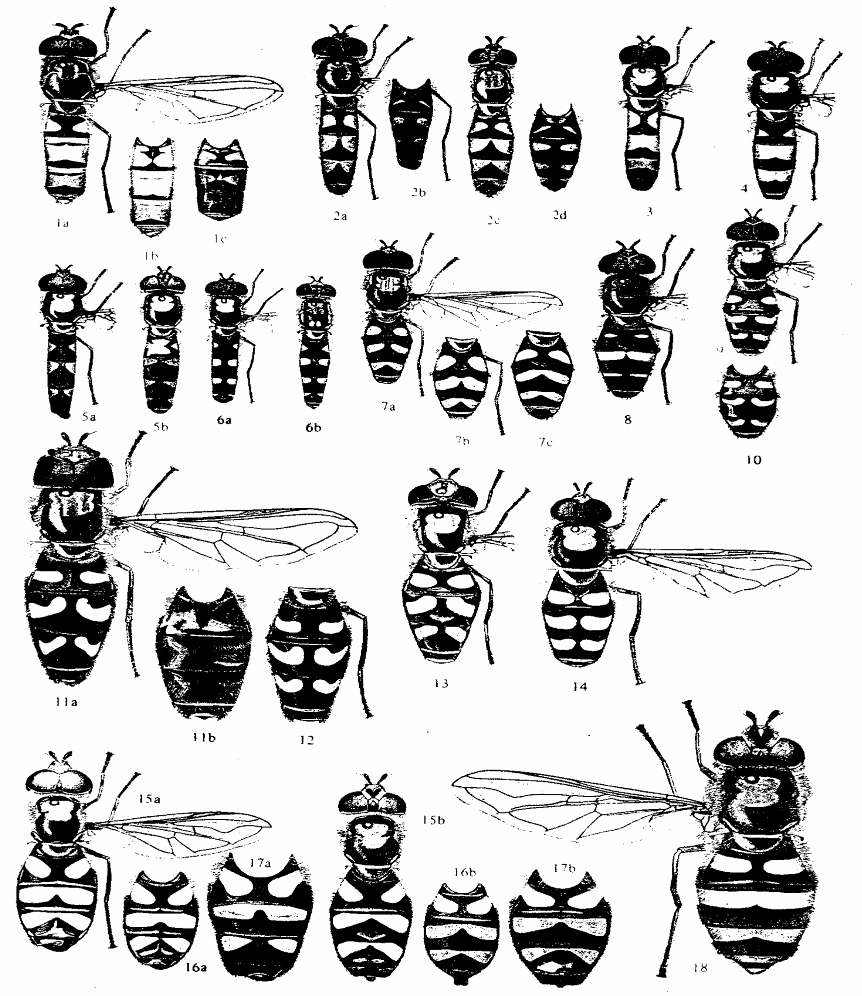

Рис. 3. Подсемейство SYRPHINAE : 1. Episyrphus balteatus (a ♂, b ♀,c ♀), 2. Meliscaeva auricollis (a ♂, b, ♂, c ♀, d ♀), 3. M. Cinctella (♂), 4. Melangvna (Meligramma) cincta (♂), 5. M. (M.) triangulifera (a ♂ b ♀), 6. M. (M.) guttata (a ♂, b ♀), 7. Dasysyrphus albosthatus (a ♂, b ♂, c ♀), 8. D. tricinctus (♂), 9. D. venustus (♂), 10. D. lunulatus (♂), 11. Scaeva pyrastri (a ♂,b (a ♂,b ♀,c ♀)), 12. S. Selenitica (♂), 13. S. albomaculata (♀), 14. Metasyrphus (Lapposyrphus) sp. (♂), 15. Didea fasciala (a ♂,b ♀), 16. D. Intermedia (a ♂,b ♀), 17. D. alneti (a ♂,b ♀), 18. Megasyrphus annulipes (♀)

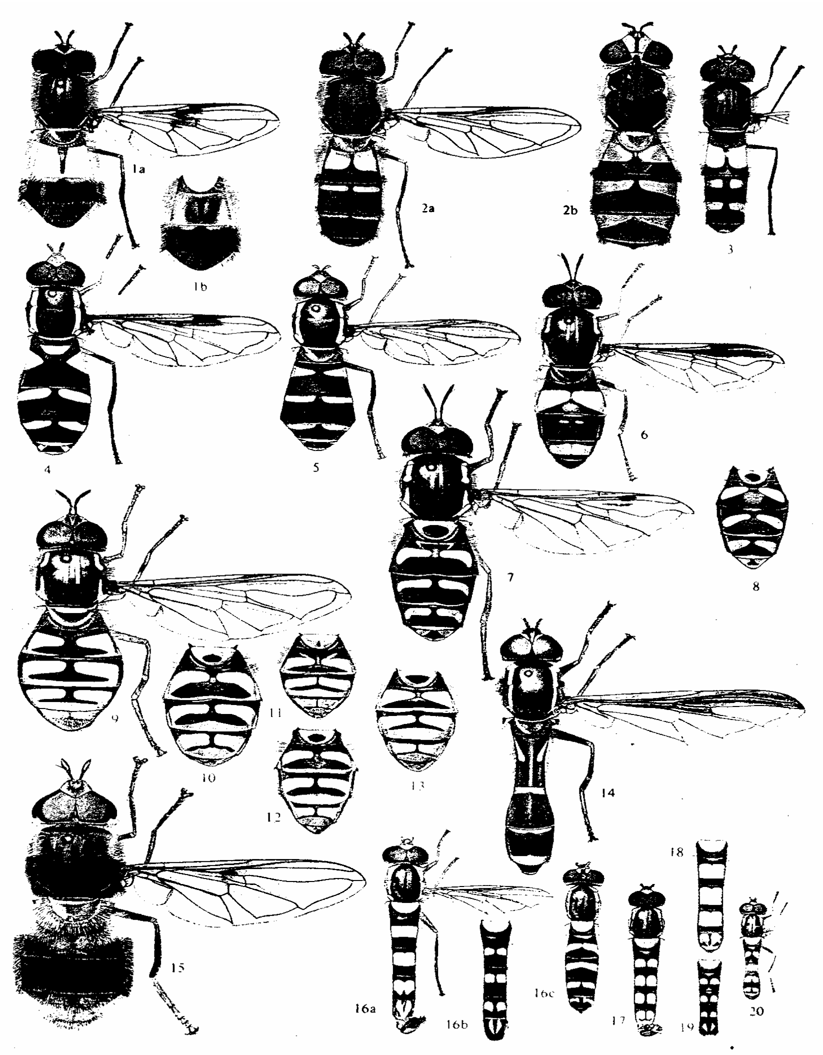

Рис. 4. Подсемейство SYRPHINAE: 1). Leucozona lucorum (a ♂, b ♀), 2). Leucozona glaucia (a ♂, b ♀), 3). L. laternaria (♂), 4). Xanthogramma pedissequum (♂), 5). X. citrofasciatum (♂), 6). Chrysotoxum bicinctum (♂), 7). C. festivum (♂), 8). C. vernale (♂), 9). C. cautum (♂), 10). C. elegans (♂), 11). C. arcuatum (♂), 12). C. octomaculatum (♂), 13). C. verralli (♂),14). Doros conopseus (♂), 15). Eriozona syrphoides (♂), 16). Sphaerophoria scripta (a ♂, b ♂,c ♀), 17). S. menthastri (♂), 18). S. taeniata (♂), 19). S. philanthus (♂), 20). S. rueppellii (♂).

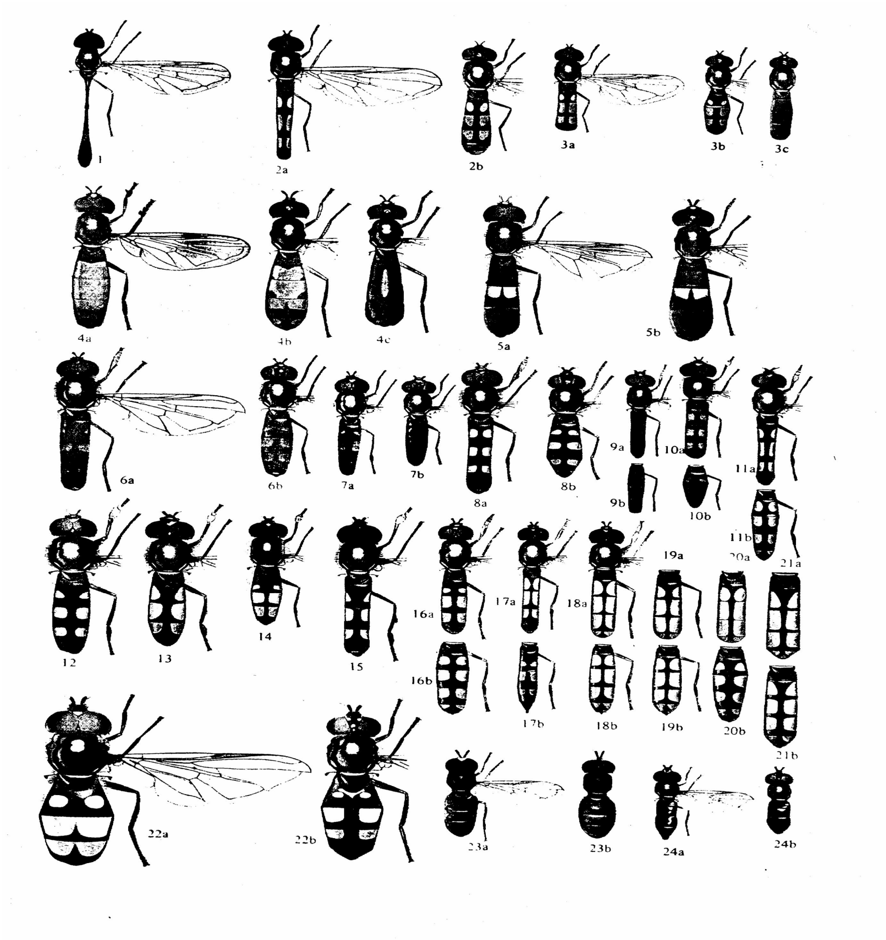

Рис. 5. Подсемейство SYRPHINAE: 1). Baccha elongata (♂), 2). Melanostoma scalare (***a*** ♂, ***b*** ♀), 3). M. mellinum (***a*** ♂, ***b*** ♀, c ♀), 4). Pyrophaena granditarsa (***a*** ♂, ***b*** ♀), 5). P. rosarum (***a*** ♂, ***b*** ♀), 6) Platycheirus albimanus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 7). P. ambiguus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 8). P. (Platycheirus) scutatus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 9). P. sticticus (***a*** ♂, ***b*** ♀),10. P. discimanus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 11.) P. podagratus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 12). P. (P.) peltatus (♂), 13). P. (P.) manicatus (♂), 14). (P.) melanopsis (♂),15). P. (P.) tarsalis (♂), 16). P. (P.) clypeatus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 17).P. (P.) angustatus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 18). P. (P.) fulviventris (***a*** ♂, ***b*** ♀),19).P. (P.) perpallidus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 20).P. (P.) immarginatus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 21). P. (P.) scambus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 22). Xanthandrus comtus (***a*** ♂, ***b*** ♀), 23). Paragus (P.) albifrons (***a*** ♂, ***b*** ♀), 24.P. haemorrhous (***a*** ♂, ***b*** ♀).

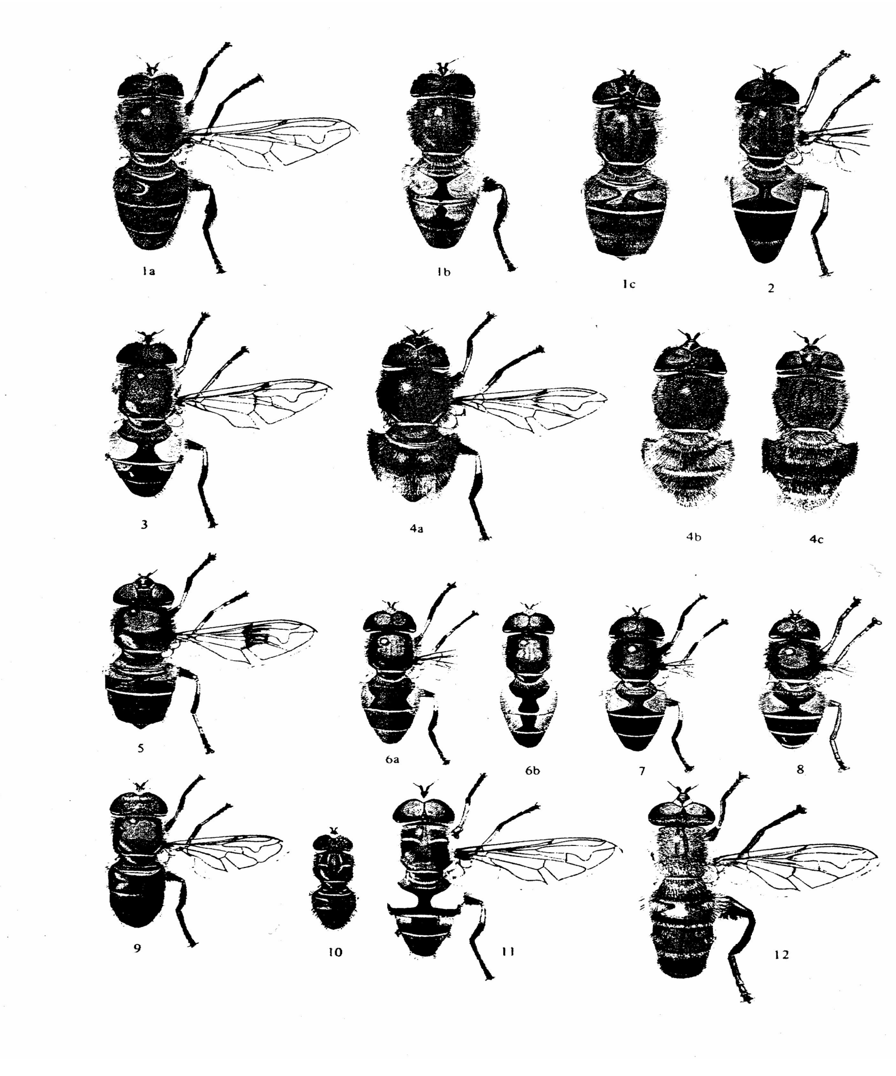

Рис. 6. Подсемейство ERISTALINAE: 1). Eristalis (Eristalis) tenax (a и b ♂, c ♀)., 2). Eristalis pertinax (♂), 3). E. horticola (♂), 4). E. Intricarius (a и b ♂, c ♀), 6). E. (E.) arbustorum (a ♂, b ♀), 7). E. nemorum (♂), 8). E. cryptarum (♂), 9). Eristalinus aeneus (♂), 10). E. Sepulchralis (♂), 11). Myathropa florea (♂), 12). Mallota cimbiciformis (♂).

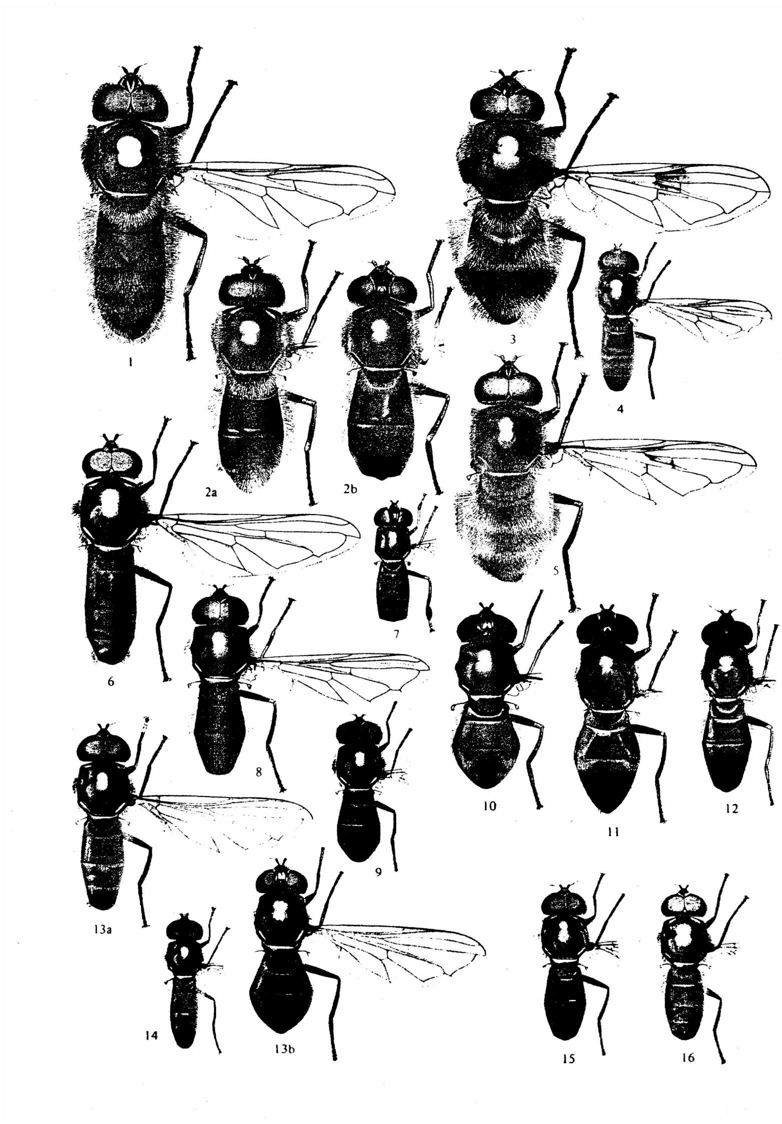

Рис. 7. Подсемейство ERISTALINAE: 1). Cheilosia grossa (♂), 2). C. albipila (a ♂, b ♀), 3). C. illustrata (♂), 4). C. nebulosa (♂), 5). C. chrysocoma (♂), 6). C. variabilis (♂), 7). C. globulipes, 8). C. bergenstammi (♂), 9). C. vernalis (♂), 10). C. fraterna (♀), 11). C. vulpina (♂), 12). C. scutellata (♂), 13). C. albitarsis (a ♂, b ♀), 14). C. mutabilis (♂), 15). C. nigripes (♂), 16). C. pubera (♂).

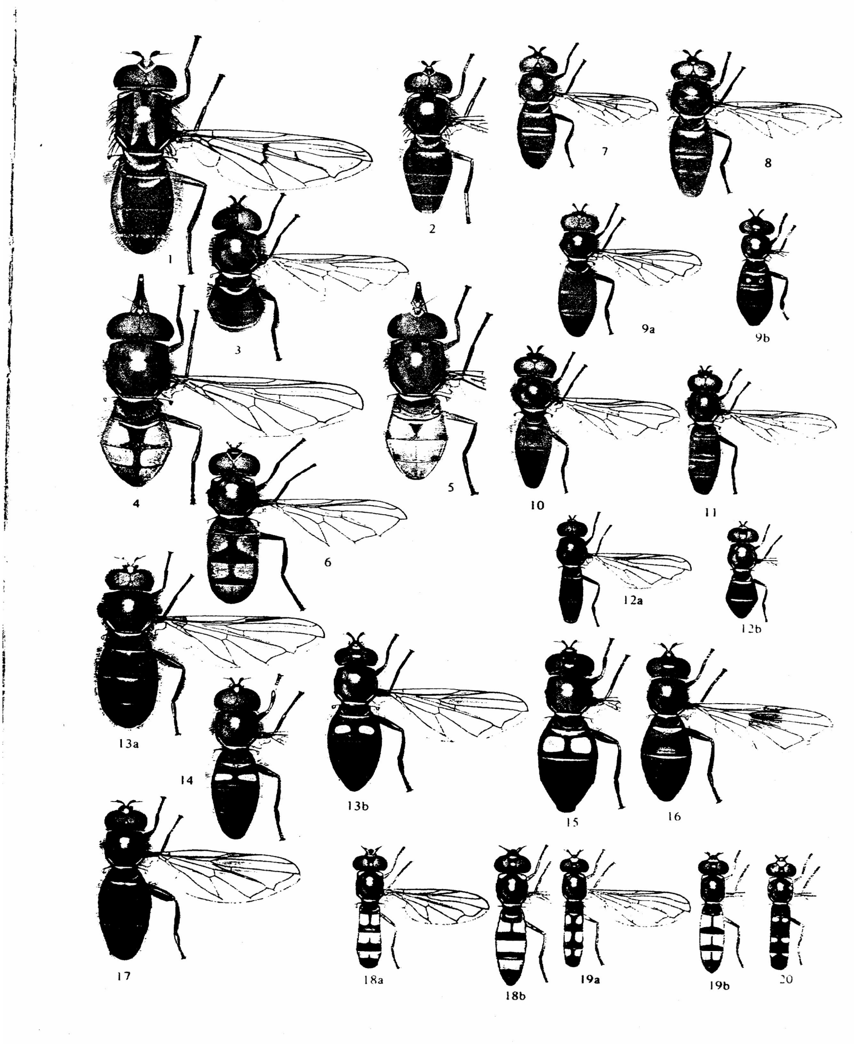

Рис. 8. Подсемейство ERISTALINAE :1). Ferdinandea cupera (♂), 2). F. rufcornis (♂), 3). Psilota anthracina (♂), 4). Rhingia campestris (♂), 5). R. rostrata (♂), 6). Portevinia maculata (♂), 7). Pipizella varipes (♂), 8). P. virens (♂), 9). Trichopsomyia flavitarsis (a ♂, b ♀), 10). Heringia heringi (♂), 11). Neocnemodon vitripennis (♂), 12). Triglyphus primus (a ♂, b ♀), 13. Pipiza noctiluca (a ♂, b ♀), 14). P. luteitarsis (♂), 15). P. fenestrata (♀), 16). P. lugubris (♀), 17). P. austriaca (a ♂, b ♀), 18). Pelecocera tricincta (a ♂, b ♀), 19). C'haemaesyrphus scaevoides (a ♂, b ♀), 20). C. caledonicus (♀).

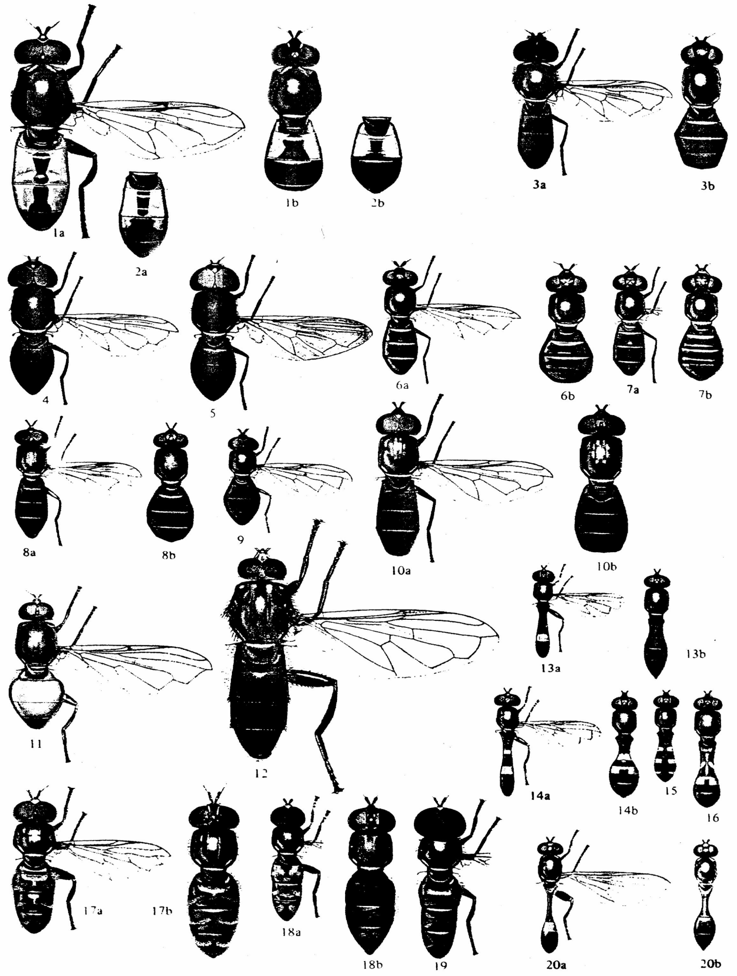

Рис. 9. Подсемейство ERISTALINAE: 1). Myolepta luteola (a ♂, b ♀), 2). M. potens (a ♂, b ♀), 3). Chrysogaster hirtella (a ♂, b ♀), 4). C. chalybeata (♂), 5). C. solstitialis (♂), 6). Lejogaster mctallina (a ♂, b ♀), 7). L. splendida (a ♂, b ♀), 8). Orthonevra nobilis (a ♂, b ♀), 9). O. geniculata (♂), 10). O. splendens (a ♂, b ♀), 11). Brachyopa scutellaris (♂), 12). Hammerschmidtia ferruginea (♂), 13). Neoascia tenur (a ♂, b ♀), 14). N. podagrica (a ♂, b ♀), 15). N. interrupta (♀), 16). N. obliqua (♀), 17). Eumerus strigatus (a ♂, b ♀), 18). E. sabulonum (a ♂, b ♀), 19). E. ornatus (♂), 20). Sphegina clunipes (a ♂, b ♀)

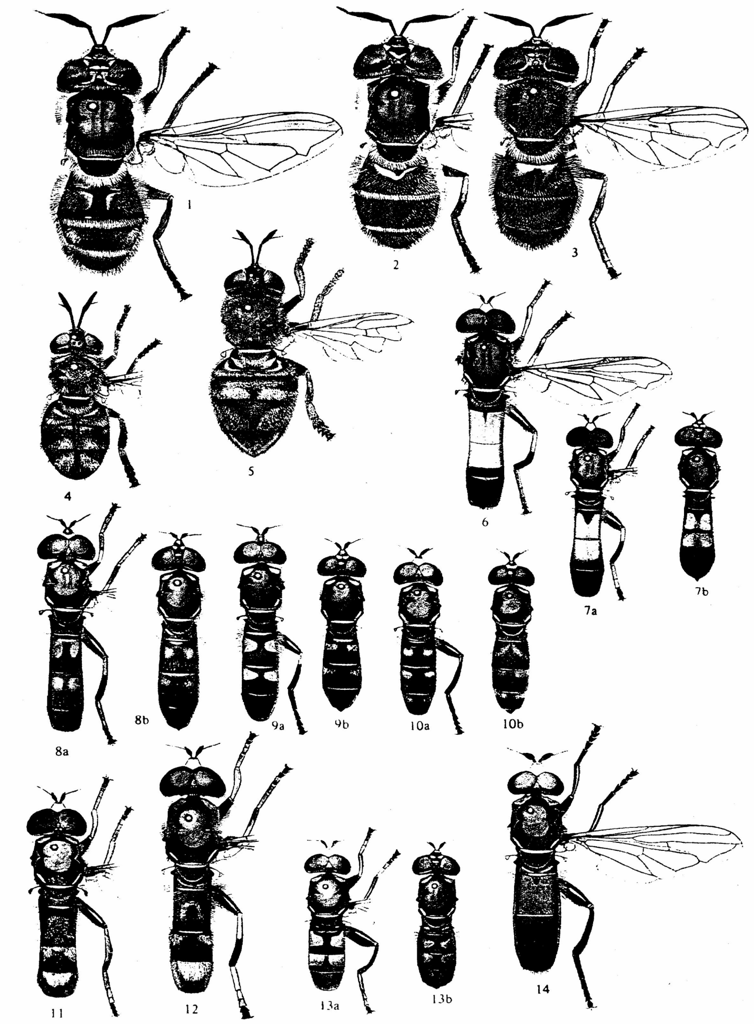

Рис. 10. Подсемейство ERISTALINAE: 1). Callicera spinolae (♀), 2). C aenea (♀), 3). C. rufa (♀), 4). Microdon eggeri (♂), 5). M mutabilis (♀), 6). Xylota segnis (♂), 7). X. tarda (a ♂, b ♀), 8). X. florum (a ♂, b ♀), 9). X, coeruleiventris (a ♂, b ♀), 10) X. abiens (a ♂, b ♀), 11) X. xanthocnema (♂), 12). X. sylvarum (♂), 13). Chalcosyrphus nemorum (a ♂, b ♀), 14). Brachypalpoides lenta (♂).

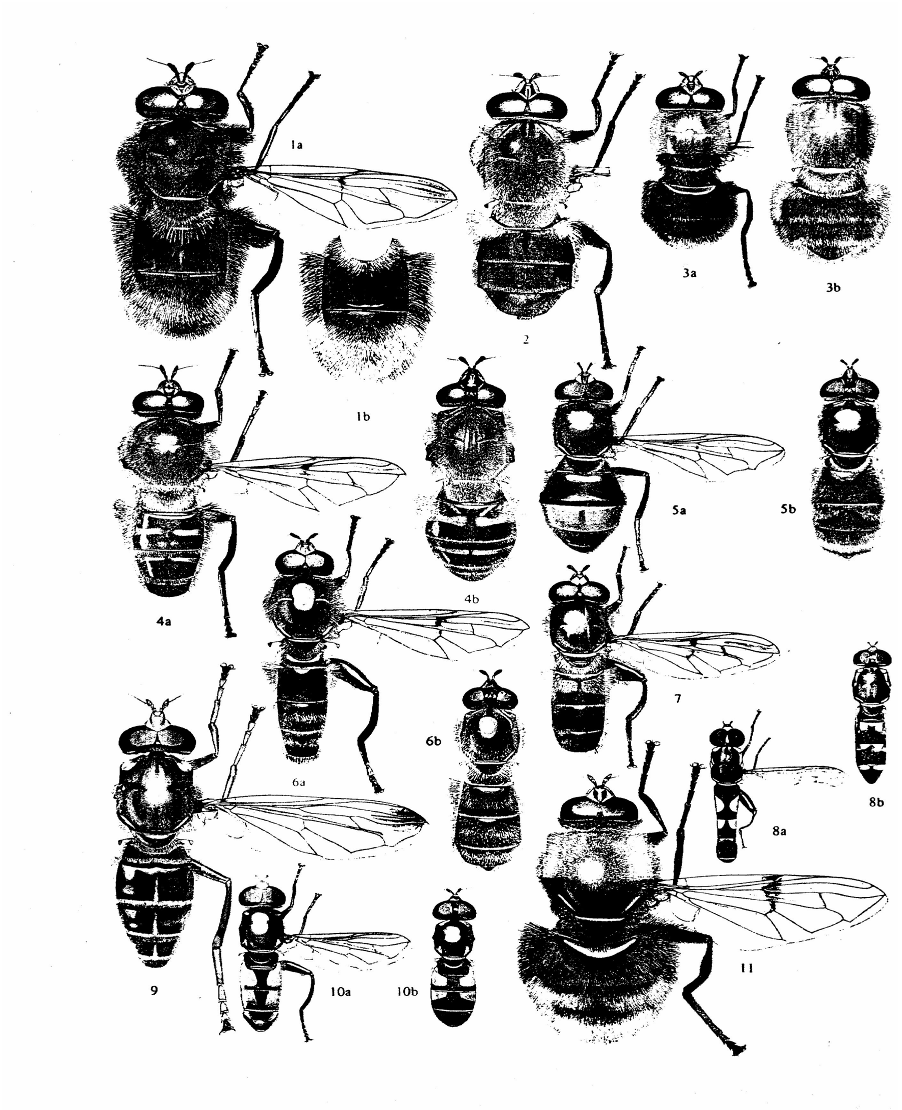

Рис. 11. Подсемейство ERISTALINAE: 1). Criorhina ranunculi (a ♂, b ♀), 2). C. floccosa (a ♂, b ♀), 3). C. berberina (a ♂, b ♀), 4). C. asilica (a ♂, b ♀), 6). Brachypalpus laphriformis (♂) ,8). Syritta ptpiens (a ♂, b ♀), 7). Chalcosyrphus eunotus, 9. Catiprobola speciosa (♂), 10). Tropidia scita (a ♂, b ♀), 11). Pocota personata (♂).

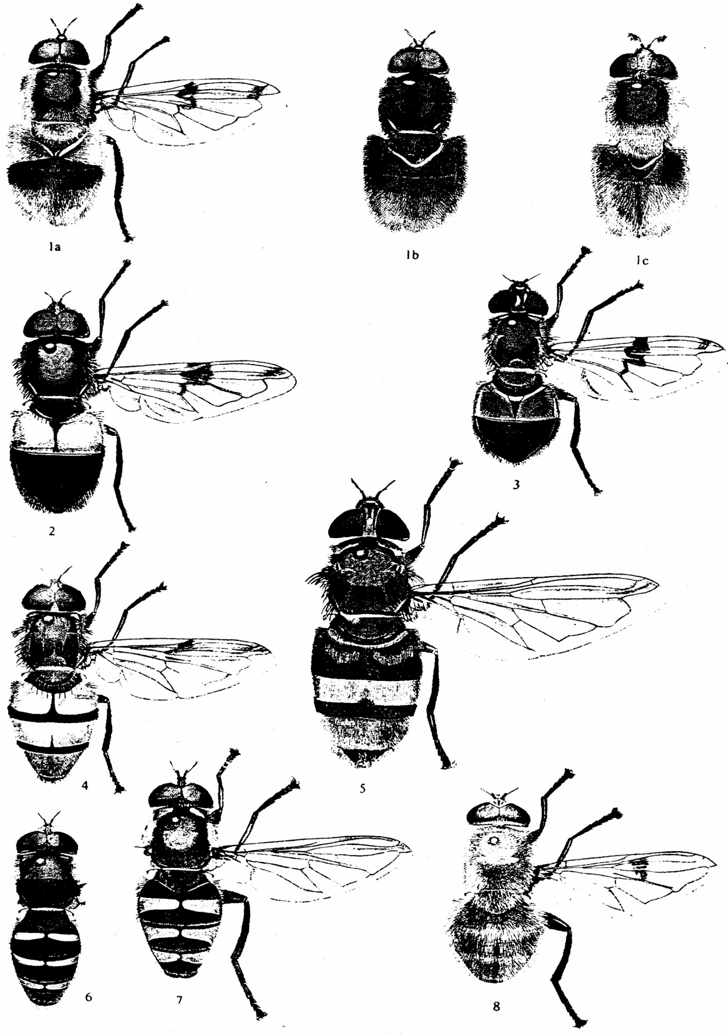

Рис. 12. Подсемейство ERISTALINAE : 1).Volucella bombylans (a ♂,b ♂ c ♀), 2) V. Pellucens (♂), 3) V. Inflala (♀), 4). V. inanis (♂), 5). V. zonaria (♀), 6). Sericomyia lappona (♂), 7). S. silentis (♂), 8.Arctophila fulva (♂).

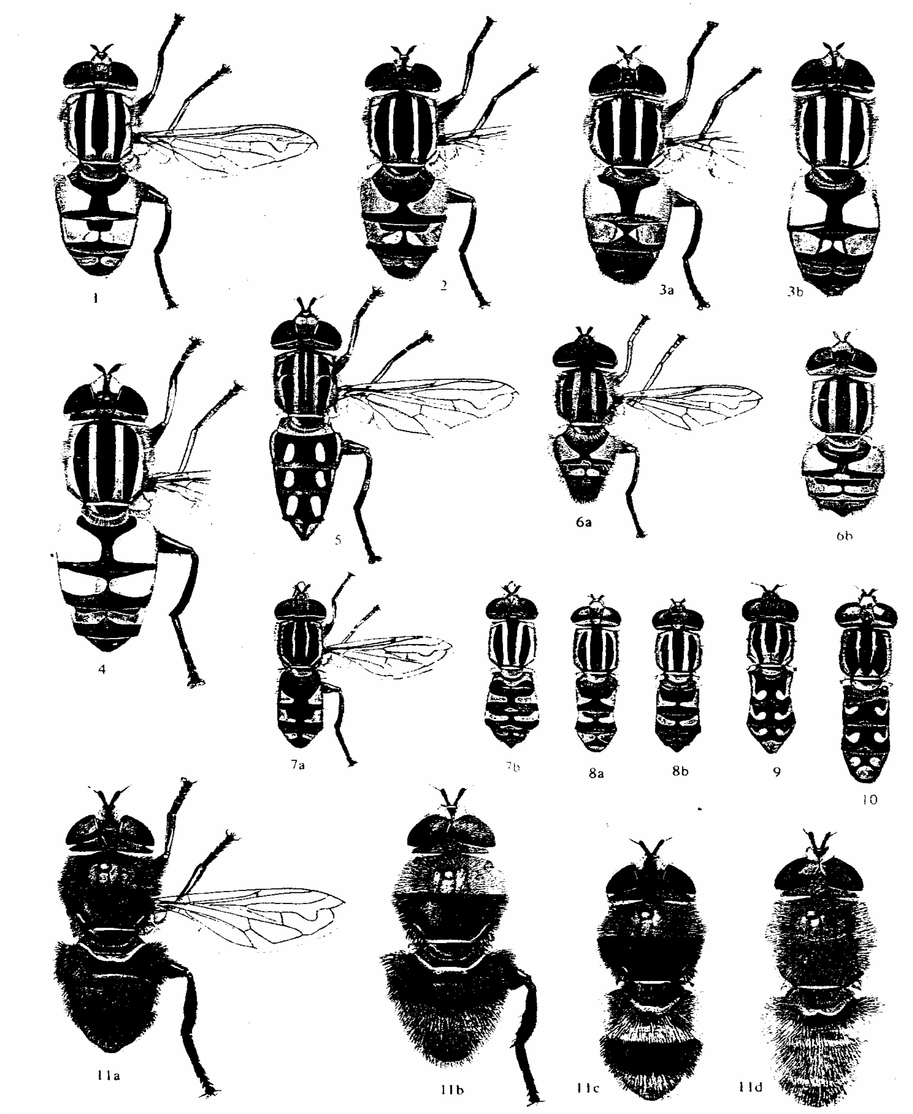

Рис. 13. Подсемейство ERISTALINAE 1). Helophilus pendulus (♂), 2). H. groenlandicus (♀), 3). H. hybridus (a ♂, b ♀), 4). H. trivittatus (♀), 5). Lejops vittata (♀), 6). Parhelophilus frutetorum (a ♂, b ♀), 7). Anasimyia lineata (a ♂, b ♀), 8). A. interpuncta (a ♂, b ♀), 9). A. contracta (♀), 10). A. transfuga (♂), 11). Merodon equestris (a ♂, b ♂, c ♀, d ♂).

ГЛАВА IV. ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ СТРЕКОЗ И СИРФИД

Экология и биология стрекоз

До 30-х годов двадцатого столетия вопросы экологии и поведения стрекоз не составляли предмета специального изучения. Сведения по аутэкологии отдельных видов на уровне натуралистических наблюдений собирались попутно с фаунистическими исследованиями. Первые специальные работы и обобщения по экологии стрекоз, прежде всего фенологии, были опубликованы А.Н. Бартеневым (1930б, в; 1932) и В.Г. Колесовым (1930). В 50- 60-х годах появилась серия прекрасных работ по экологии стрекоз Корбета (Corbet, 1956, 1957), в том числе результаты экспериментального изучения фотопериодической регуляции жизненных циклов стрекоз, впервые полученные для беспозвоночных животных вообще. В этот же период Б.Ф. Белышев (1959, 1961, 1963, 1964) выполняет исследования по фенологии, суточной активности, биотопическому распределению стрекоз в разных природных зонах Сибири.

В последующие годы количество работ по экологии и этологии стрекоз возрастает, по отдельным проблемам появляются солидные обзоры (Рязанова, Мазохин-Поршняков, 1984; Белышев, Харитонов, Борисов и др., 1989). Многообразие экологической и этологической проблематики не позволяет дать подробный анализ, поэтому в данную главу включены вопросы, приоритетные в одонатологии.

Фенология стрекоз. Сезонные ритмы жизнедеятельности стрекоз входят в число важнейших составляющих их экологических характеристик. Сезонная ритмика лета – один из механизмов адаптации стрекоз к сезонным изменениям среды. Период активного имаго может варьировать в зависимости от погодных особенностей года. На начало лета в сильной мере влияет температура воздуха. Выход имаго из личинок возможен при достижении среднесуточными температурами определенных видоспецифичных пороговых значений.

Например, на юго-западе Таджикистана выход из личинок I. evansi, I. fountainei и A. parthenope в 1978 г. начался на две недели позже, чем в 1981 г., но в том и другом случае при одинаковой среднесуточной температуре око4ло 12 ºС (рис. 15).

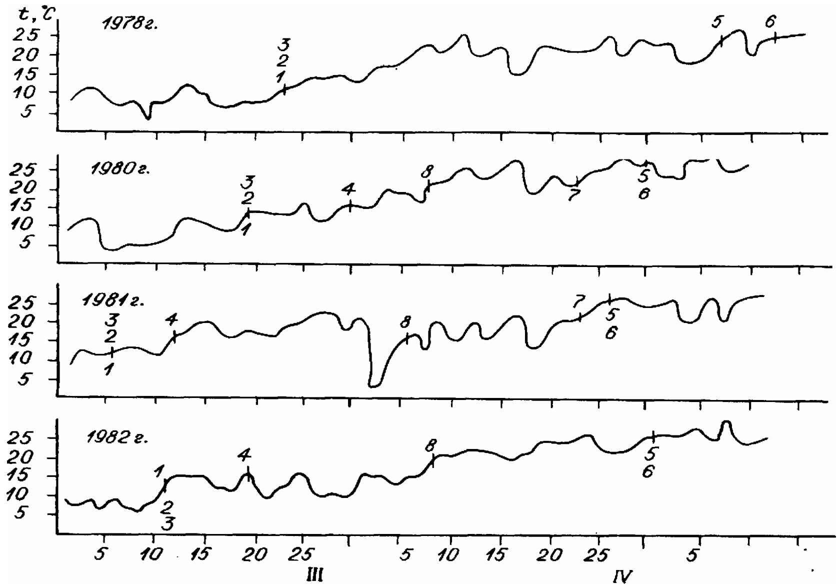

Рис. 15. Изменения среднесуточных температур воздуха в весенние периоды 1978, 1980-1982 гг. и даты начала выплода стрекоз в заповеднике "Тигровая балка". Виды стрекоз: 1 – I. evansi; 2 – I. fountainei; 3 – A. parthenope; 4 – L. quadrimaculata; 5 – P. dealbata; 6 – L. te-raphylla; 7 – S. nigra; 8 – C. erythraea.

Фотопериодическая реакция имеет сигнальное значение для начала выплода, вероятно, в большей степени для тех видов, имаго которых начинают летать во второй половине лета при высоких устойчивых температурах. Важность фотопериода в регуляции развития стрекоз в областях с умеренным климатом предполагается и для некоторых видов стрекоз, летающих осенью. Строгая ритмичность в развитии каждого вида в умеренных широтах обусловлена эндогенными ритмами, сложившимися под длительным влиянием конкретных климатических условий. Фотопериод выступает здесь как счетчик времени и сигнал предстоящих изменений климатических факторов.

Время окончания лета также определяется эндогенным ритмом, корректируемым теми же факторами, что и его начало, – температурой воздуха и фотопериодом. У весенних видов с особенно четким эндогенным ритмом в умеренных широтах окончание лета происходит в довольно стабильные по годам сроки.

В зависимости от календарных сроков лета в конкретном регионе, у стрекоз принято выделять сезонные группы. Время лета каждого вида и отдельной группы ограничивается крайними датами находок имаго. Периоды лета многих видов, особенно на юге, сильно растянуты, внутри них существуют большие и закономерные изменения численности. Например, на юге

Средней Азии многим видам стрекоз свойственно резкое снижение численности в жаркую середину лета. У ряда эвритопных бивольтинных видов с увеличением проточности водоемов возрастает численность стрекоз второго поколения и соответственно уменьшается численность первого. Виды, унивольтинные в более холодных проточных водоемах, переходят на бивольтинный тип развития в более теплых непроточных водах, В этом случае главными факторами, влияющими на развитие стрекоз, служат термический режим и аэрация, сочетание которых различно в разных водоемах и видоспецифично воздействует на личинок стрекоз.

Фенология стрекоз подвержена закономерным географическим изменениям. Такие изменения прослеживаются в широтном, долготном и высотном (в горах) направлениях.

В лесотундре лет стрекоз короткий и почти одновременный у всех видов, продолжающийся около двух месяцев: с начала июля до конца августа. В тайге общая продолжительность активности имаго немного превышает 4 месяца: с конца мая до начала октября. По времени появления и длительности лета здесь выделяются пять сезонных групп. Начало лета летне-осенних видов накладывается на период исчезновения первых весенних, поэтому количество одновременно летающих видов в середине лета максимальное (рис. 16). В лесостепи общий период лета стрекоз составляет около 6 месяцев: с конца апреля до начала октября. Здесь выделяются восемь сезонных групп и два основных периода лета, как и в тайге, – весенний и летний.

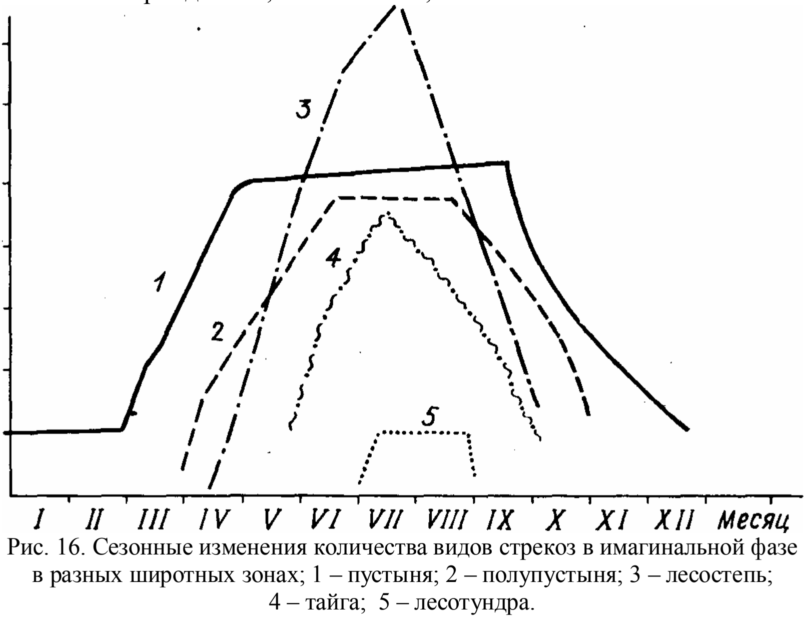

Рис. 16. Сезонные изменения количества видов стрекоз в имагинальной фазе в разных широтных зонах; 1 – пустыня; 2 – полупустыня; 3 – лесостепь; 4 – тайга; 5 – лесотундра.

В полупустыне общий период активности имаго около 7 мес: с начала апреля по октябрь. У большинства видов лет длительный, свыше 4 мес. Сезонные изменения в фауне менее заметны. Из пяти выделенных здесь сезонных групп четко обособлена только зимующая (два вида рода Sympecma). Количество одновременно летающих видов нарастает постепенно и не дает резкого пика в середине лета.

Таким образом, продолжительность лета и характер сезонного развития стрекоз изменяются на разных широтах. Сроки появления первых весенних видов в природе с продвижением на юг смещаются к весне с начала июля в Заполярье до начала марта (по усредненным многолетним данным) на юге Средней Азии. Но лет начинается на всех широтах примерно при одинаковых среднесуточных температурах в 10-12 °С, которые можно считать пороговыми. При этом на севере они немного ниже (10 °С), чем на юге (11-12 °С). Сроки начала лета видов летней фауны также изменяются и заметно сдвигаются с продвижением на юг к весне.

Четкая сезонная ритмика в развитии стрекоз характерна для умеренных широт и нарушается в экстремальных условиях севера, а также на юге из-за очень продолжительного теплого периода.

Изменение фенологии стрекоз в долготном направлении выражено менее ярко, чем по широте, но все же прослеживается. В направлении с запада на восток уменьшается общий период лета стрекоз, и смещаются сроки появления первых весенних видов в сторону лета.

Значительный интерес представляет выяснение особенностей фенологии стрекоз в горах, где даже у незначительно удаленных друг от друга популяций на разных абсолютных высотах наблюдаются существенные различия в сезонном развитии, которая значительно отличается на разных абсолютных высотах (рис. 17). Сезонная активность имаго стрекоз, общая продолжительность лета постепенно уменьшаются от круглогодичной в долинах до 2-2,5 месяцев в высокогорье.

Главенствующую роль в регуляции лета стрекоз в горах играют среднесуточные температуры воздуха, так как здесь фактически при одинаковом фотопериоде сезоны активности имаго резко отличаются на разных абсолютных высотах. Развитие личинок стрекоз в благоприятных по термическому режиму термальных источниках на Памире не оказывает заметного влияния на время появления и исчезновения имаго. Начало и окончание лета зависят здесь от благоприятных условий в воздушной среде.

Сроки появления первых весенних видов с увеличением абсолютной высоты смещаются в сторону лета, но почти при одинаковых среднесуточных температурах 10-12 °С (рис. 16). Исчезновение взрослых стрекоз происходит также примерно при одинаковых температурах 7-9 °С (рис. 18).

Значительным высотным изменениям подвержена фенология отдельных видов стрекоз, широко распространенных по высотным поясам.

Вид L. quadrimaculata в пустынной зоне (350 м н.у.м.) летает только весной – с середины марта, когда среднесуточные температуры достигают 13-14 °С, до середины мая, когда температуры превысят 24 °С.

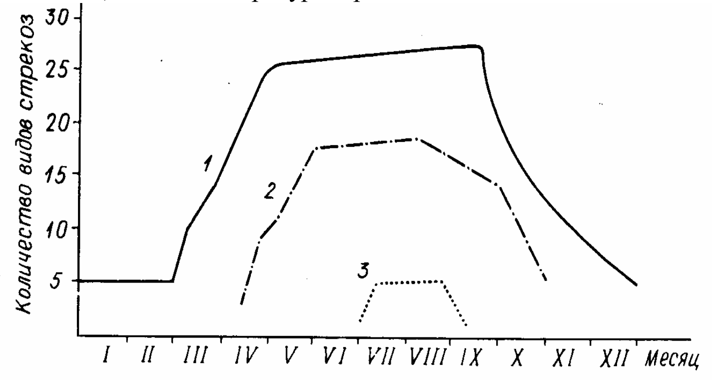

Рис. 17. Сезонные изменения количества видов стрекоз в имагинальной фазе в разных высотных поясах. 1 – Вахшская долина (350 м н.у.м.); 2 – предгорье Гиссаро-Дарваза (1300-1500 н.у.м); 3 – высокогорье Памира (3360-3550 н.у.м).

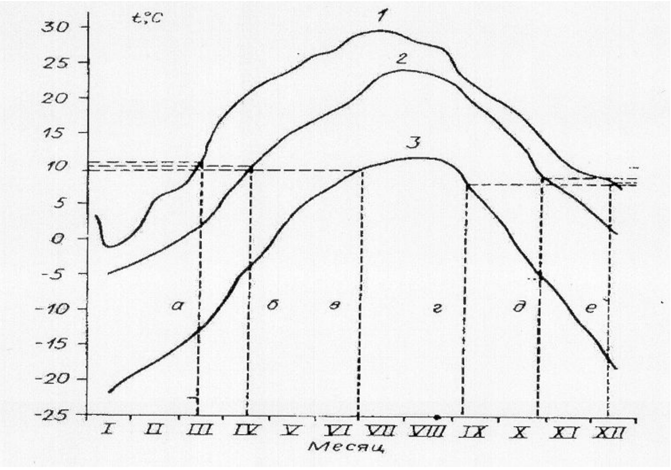

Рис. 18. Изменения среднесуточных температур воздуха и начало выплода первых весенних (а-в) и отмирание имаго осенних видов (г-е). 1, а, е – Вахшская долина (350 м н.у.м.); 2, б, д – предгорье Гиссаро-Дарваза (1350 м н.у.м.); 3, в, г – предгорье Памира (3350 м н.у.м.).

В предгорье (1300-1500 м н.у.м.) лет этого вида приурочен к летнему периоду. Появляясь в начале мая, при такой же пороговой температуре, имаго летают почти все лето, так как максимальные среднесуточные температу-

ры здесь не превышают 24 °С. Виды I. Pumilio и O. brunneum в долинах (350 м н.у.м.) имеют очень продолжительный период лета (март-ноябрь); в предгорье (1300-1500 м н.у.м.), сохраняя температурные пороги появления и отмирания, они летают только с конца апреля до середины сентября, а в высокогорье Памира (3360 –3550 м н.у.м.) – с июля до середины сентября. Таким образом, продолжительность лета этих видов уменьшается с 8,5 месяцев в долинах до 2,5 месяцев в высокогорье и четко прослеживается вертикальная смена сезонов активности имаго.

Интересными особенностями отличается фенология типичного горного вида S. haritonovi. В предгорье он начинает летать с середины I декады августа, а в среднегорье – с середины июля, становясь многочисленным в начале августа. В высокогорье Памира лет начинается в начале июля, максимума достигает в середине августа и прекращается в середине сентября, в то время как в предгорье максимум лета приходится на конец сентября, а лет прекращается в конце октября, т.е. в более теплом вертикальном поясе время лета смещается в сторону осени.

Из изложенного можно сделать следующие выводы:

1. Ритм сезонной активности стрекоз относительно постоянен в одном биотопе, но подвержен значительным географическим и высотным изменениям.

2. Широтная изменчивость фенологии аналогична высотной: с продвижением на север и с увеличением абсолютной высоты в горах постепенно сокращается общий период лета от круглогодичного в низменных южных районах Средней Азии до 2-2,5 месяцев в Заполярье и у верхней границы распространения в южных горах. Менее четко прослеживаются долготные изменения сезонов активности в умеренных широтах: с продвижением на восток общий период лета сокращается от 7 месяцев в Западной Европе до 5 месяцев в Средней Сибири.

3. Главным экзогенным фактором, определяющим начало и прекращение лета, а также его продолжительность, является среднесуточная температура воздуха. Сроки появления первых весенних видов с продвижением на север и с увеличением абсолютной высоты в горах смещаются в сторону лета, но при одинаковых температурных порогах в 10-12 °С. Другим важным фактором, регулирующим фенологию стрекоз, служит фотопериод.

4. Для широко распространенных видов стрекоз в разных частях ареалов характерны изменения сезонов активности имаго, адекватные градиенту оптимальных климатических условий; по мере удаления от географического и высотного оптимума в сторону потепления, периоды лета сокращаются и сдвигаются к весне у весенних видов или к осени у летне-осенних видов или, наоборот, удлиняются с резким сокращением численности в жаркий период.

Благодаря лабильной фенологии, позволяющей выбирать оптимальные условия в воздушной среде, многие виды стрекоз в умеренных широтах Северного полушария имеют обширные ареалы, охватывающие разные природные зоны и вертикальные пояса. Фенологические сдвиги не требуют сложных морфологических и физиологических перестроек (Городков, 1986) и

представляют для этих насекомых наиболее быстрый и прогрессивный путь адаптации к макроклимату.

Суточные ритмы активности стрекоз. Изучение суточных ритмов активности стрекоз – одно из необходимых условий для оценки их роли в трофических сетях биоценозов, например, в регуляции численности гнуса или вредителей сельского и лесного хозяйств, а также представляет интерес с точки зрения выяснения адаптивных возможностей этих насекомых. Крупные размеры и особенности поведения стрекоз делают их удобным модельным объектом в полевых исследованиях суточных ритмов.

Суточный ритм складывается из разных видов активности. Например, летом возле водоемов обычно наблюдается репродуктивная активность: охрана участков и поиск, или поджидание самок самцами, спаривание, откладывание яиц, выход имаго из личинок. При этом у многих разнокрылых стрекоз, например, видов рода Crocothemis, Orthetrum, более активны и учитываются в основном самцы (до 98 %), самки же, благодаря скрытному поведению и биотопической разобщенности с самцами, в отдельные часы суток отмечаются лишь единично. В удалении от водоемов учитываемое соотношение полов близко к естественному и общее время активности, преимущественно трофической, здесь больше, чем возле водоемов.

Некоторые виды частной активности наблюдать сложно, например, ночной выход имаго из личинок, ночной охотничий лет у Anax parthenope Selys. Неясны пока причины лета на искусственный свет некоторых видов стрекоз. Таким образом, суточная ритмика стрекоз – явление сложное, по всей вероятности, каждому виду активности свойствен свой ритм и общая ритмическая картина складывается из их совокупности. При этом лет стрекоз и связанные с ним виды активности имеют основное значение в формировании суточных ритмов.

По отношению к гигротермическим факторам все виды стрекоз можно разделить здесь на две группы: ксерофильную и гигрофильную. В группу ксерофильных видов входят наиболее теплолюбивые виды стрекоз: большинство разнокрылых стрекоз (исключая сем. Aeschnidae). Максимум активности этих видов приходится на середину дня при наибольших значениях температуры и низких влажностях воздуха (рис. 19; I, а). К гигрофильным видам относятся представители рода Ischnura (I. elegans, I. evansi, I. fountainei) и некоторые равнокрылые стрекозы. Для видов этой группы в теплый период года характерен бимодальный ритм с максимумами активности в утренние и вечерние часы. Таким образом, они избегают воздействия высоких температур при низкой влажности воздуха (рис. 19; I,б). К этой же группе относится своеобразный по типу ритм Anax parthenope и, вероятно, некоторые другие виды сем. Aeschnidae (Ae. coluberculus, H. ephippiger). У A. parthenope наблюдаются два типа суточного лета: репродуктивный и охотничий.

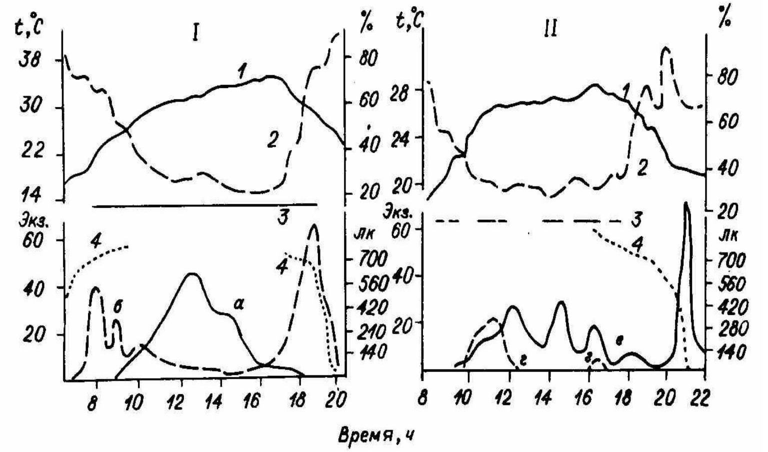

Рис. 19. Суточная динамика активности стрекоз (экз.) и погодные условия. I – 19. V 1982 г., II – 18. V 1980 г. Вид: а – ксерофильный C. erythraea; б – гигрофильный I. evansi; в – A. parthenope; г – O. sabina. 1 – температура; 2 – относительная влажность, %; 3 – наличие солнца; 4 – освещенность, лк.

Мощные вечерние пики охотничьей активности приурочены к сумеркам и совпадают с максимумами активности гнуса (рис. 19, II). Отмечена также активность утром, в сумерках и ночью, чего не наблюдается у стрекоз в умеренных широтах.

Строгого разграничения между различными по типу активности видами стрекоз нет. В зависимости от конкретных погодных и микроклиматических условий ритмика у одного и того же вида может закономерно изменяться. В холодное время года максимумы активности всех видов стрекоз приходятся на самое теплое время суток.

Таким образом, в южных районах России, где летние дневные температуры могут превышать 28-30 °С, для стрекоз характерны три основных типа суточной активности: с максимумом в середине дня, с двумя максимумами утром и вечером и с одним вечерним.

Время активности стрекоз закономерно изменяется в зависимости от конкретных условий среды, времени года и географического положения. Стрекозы в умеренных широтах – дневные насекомые. Исключение составляют некоторые виды сем. Aeschnidae, активные также в сумерках и ночью. Из всех видов двигательной активности полет больше всего нуждается в зрительной ориентации и связан с определенными уровнями освещенности.

Освещенность – главный фактор, определяющий начало и прекращение активности, имеет значение только при благоприятных гигротермических условиях. Активность большинства ксерофильных видов зарегистриро-

вана при освещенности не менее 150-200 лк. Гигрофильные виды при прочих благоприятных условиях летают в сумерках и активность их прекращается при минимальных значениях освещенности.

Температура и влажность воздуха – важнейшие факторы в регуляции суточных ритмов стрекоз. Активность каждого вида ограничена определенными сочетаниями этих показателей. Особенно сильно проявляется их воздействие на ритм в пустынной зоне, где суточные колебания температуры в местах обитания стрекоз превышает 25 °C и значительно изменяется влажность воздуха (от 10 до 98 %). Температурные пороги активности специфичны для каждого вида и значительно отличаются. Так, например, активность A. Parthenope – от 12,2 и только до 34 °C, S. nigra – лишь от 23 до 40 °C и более, I. evansi – от 13 до 35,6 °C.

Температурные пороги лета выше, чем пороги общей подвижности, например, у видов рода Ischnura на 2-3 °C. Начало и прекращение лета у гигрофильных видов определяется преимущественно температурой, а у ксерофильных в значительной мере и влажностью. Возле водоемов время лётной активности ксерофилов меньше на 2-4 ч, чем у гигрофилов, и ограничено высокой влажностью в утренние и вечерние часы. Изменение уровня активности на протяжении дня также находится в прямой зависимости от гигротермических факторов. С увеличением температуры и падением влажности (до известных пределов) снижается активность гигрофильных видов и повышается у ксерофильных, и наоборот. При чрезмерно высоких значениях температуры (37-40 °C) и низкой влажности воздуха лет гигрофилов прекращается, а у самых теплолюбивых ксерофильных видов (например, S. nigra) уровень активности максимален.

Роль зрения в поведении стрекоз. Многочисленные поведенческие и физиологические исследования показывают, что зрение насекомых достигло высокой степени совершенства. В то же время зрительный анализатор насекомых имеет более простое по сравнению с позвоночными устройство. Миниатюрность зрительного анализатора насекомых сочетается с разнообразием решаемых им задач. Несмотря на относительно низкую разрешающую способность сложного глаза, членистоногие чрезвычайно чувствительны к видимому движению. Для насекомых с хорошо развитым зрением восприятие движения лежит в основе формирования поведенческих актов. В естественных условиях движение объекта, несомненно, служит сигналом о приближении добычи, опасного объекта или брачного партнера. Кроме того, движение оптического изображения способствует выделению признаков формы объекта и повышает остроту зрения.

Стрекозы, ведущие дневной, подвижный образ жизни, – удобны для исследования зрительного анализатора у насекомых. Они способны не только к таким простым формам зрительного анализа, как стабилизация движения относительно источника света, обнаружение и преследование добычи, бегство от угрожающих объектов, но и таким, которые не уступают по сложности актам позвоночных животных – опознание брачного партнера, запоминание и охрана территории, возврат к охраняемой территории с расстояния нескольких кило-

метров. Электрофизиологическими исследованиями установлено, что в зрительном анализаторе взрослых стрекоз и их личинок имеются интернейроны, специфически чувствительные к некоторым признакам оптического окружения. Предполагается, что некоторые из них могут тем или иным образом участвовать в запуске определенных поведенческих реакций у стрекоз и их личинок. Несомненно, что запуск и поддержание таких поведенческих актов – бегство, обнаружение добычи, выбор места для посадки – могут осуществляться нейронами, которые способны выделять одиночные крупные и мелкие объекты.

Специфическое поведение стрекоз позволяет использовать количественные методы регистрации в поведенческих опытах и подробно описать способности зрительного анализатора стрекоз и их личинок. На этих же объектах выполнены классические работы гистологов по строению оптических и нервных структур у насекомых. Электрофизиологи зарегистрировали в нервных центрах стрекоз клетки, отвечающие электрическим разрядом на изменения оптического окружения. Некоторые из систем нейронов, возможно участвующие в запуске поведенческих реакций, приведены в табл. 1.

Таблица 1

Типы центральных зрительных нейронов у стрекоз

Тип нейрона	Вид стрекоз	Локализация нейронов	Адекватная поведенческая реакция
Нейроны, чувствительные к направлению освещения	Sympetrum vulgaturn	Брюшная нервная цепочка	Фототропическая реакция
Нейроны, чувствительные к размеру объектов и направлению движения (ДР-нейроны)	S. vulgatum, Aeschna viridis, S. flaveolum	Коннектива	Обнаружение добычи
Высокочастотные детекторы движения (ВДД)	Aeschna cyanea, род Sympetrum	Третий оптический ганглий	Обнаружение опасных объектов, реакция бегства
Дирекционно-чувствительные (ДЧ) нейроны	Ae. viridis S. flaveolum	Брюшная нервная цепочка	Управление оптомоторной реакцией
ДЧ-нейроны, чувствительные к движению расчлененных узоров	S. vulgatum	Коннектива	Управление оптомоторной реакцией в скоростном полете
ДЧ-нейроны (мультисенсорные)	Anax junius	Между про- и мезаторакальными ганглиями	Управление полетом

Органы зрения. Сложный глаз. Зрительный анализатор среди органов чувств стрекоз занимает особое место. Ему принадлежит главная роль в управлении основными жизненными функциями насекомого: питания, размножения и т.п. Органы зрения стрекоз представлены простыми и сложными

глазами. Основой зрительного анализатора насекомых и их личинок являются сложные глаза – очень крупные парные образования, занимающие почти всю поверхность головы. У многих групп стрекоз Anisoptera они сливаются в области лба.

Сложный глаз стрекозы состоит из множества (1000-28000) длинных цилиндрических зрительных единиц – омматидиев. В омматидии выделяются три типа элементов: оптический (светопреломляющий), сенсорный (светочувствительный), пигментный (светоизолирующий).

Разрешающая способность. Острота зрения, или разрешающая способность, – это свойство органа зрения устанавливать наименьший угол между двумя точками. Такая способность в первую очередь определяется строением сетчатки: чем больше чувствительных клеток на единицу телесного угла сетчатки, тем выше острота зрения. Для насекомых, у которых воспринимающей единицей является целый омматидий, разрешающая способность глаза будет тем выше, чем меньше угол между оптическими осями соседних омматидиев (угол расхождения). Для взрослых стрекоз Anax, Aeschna, Hemicordulia, Li-bellula угол расхождения вычислен в 0,4-1,2° (Pritchard, 1966; Horridge, 1969). У стрекоз Libellula вентральная часть глаза обладает более высокой разрешающей способностью.

Спектральная чувствительность. Способностью различать излучения по спектральному составу, кроме человека, обладают многие представители животного мира, в том числе и большинство насекомых. Глаз стрекоз имеет двойную функцию – верхняя его часть чувствительна к ультрафиолету или синим лучам, а нижняя обычно обладает полным набором светочувствительных приемников. Причем у некоторых стрекоз, кроме обычных для насекомых чувствительных в синезеленой области спектра приемников, имеются и красночувствительные. Спектральные характеристики зрительного анализатора стрекоз представлены в табл. 2.

Бинокулярное зрение. Стрекозы и их личинки обладают способностью воспринимать пространственное положение потенциальной жертвы и определять расстояние до нее.

Таблица 2

Спектральные характеристики светоприемников некоторых видов стрекоз (по: Мазохин-Поршняков, 1973; Lavoie-Dornik et al., 1981; Meinertzhagen et al., 1983)

Вид	Максимальная чувствительность светоприемника	Часть глаза
Libellula quadri- maculata	420 515; 610	Верхняя Нижняя
L. pulchella	420 380; 518; 550	Верхняя Нижняя
L. needhami	415; 430" 450; 550	Нижняя
Sympetrum rubicundulum	340; 410 490, 540; 620	–
Hemicordulia tau	350; 420;450; 500; 520; 540	Верхняя Нижняя
Anax junius	370; 390; 420-440 420-520	Верхняя Нижняя
Aeschna cyanea	356; 445-458 519	Верхняя Нижняя
Ae. cyanea	412-432; 519; 356; 615;336	_

Достигается это в результате перекрещивания зрительных осей глаз, что позволяет видеть некоторую часть поля зрения обоими глазами (поля зрения обоих глаз перекрываются). Бинокулярную зону зрения у некоторых стрекоз методами наблюдения ложного зрачка или свечения омматидиев при освещении глаза изнутри измеряли Л.И. Францевич и В.Е. Пичка (1976). Одновременно авторы подсчитывали количество омматидиев, захватываемых бинокулярной зоной. Они показали, что размер и организация бинокулярного поля зрения у стрекоз соответствуют особенностям их поведения. Так, у стрекоз-преследователей (Aeschna), захватывающих добычу в полете, поля зрения обоих глаз перекрываются всего несколькими рядами фасеток. Поэтому стрекозы этой группы не могут эффективно оценивать глубину пространства и при быстром полете атака на цель и облет препятствий у них осуществляются по другим признакам. Стрекозы-собиратели (равнокрылые), которые летают медленно и схватывают добычу среди растительности, обладают большей бинокулярной зоной, насчитывающей несколько тысяч омматидиев. Такое большое бинокулярное перекрытие позволяет стрекозам этой группы выделять характерные объекты на сложном фоне.

Морфологические основы зрения. Светочувствительной единицей омматидия является ретинальная (зрительная) клетка, преобразующая оптическое изображение в нервный сигнал. Своими аксонами ретинальные клетки связаны с парными, очень крупными у стрекоз, оптическими долями, кото-

рые являются частью протоцеребрума. В каждой зрительной доле имеются обособленные зоны – нейропили, образованные переплетением отростков нервных клеток. Каждая такая зона носит название оптического ганглия. У стрекоз их три, они осуществляют последовательную переработку зрительной информации. Структурной единицей оптических ганглиев является нейромматидий – дискретный пучок нервных волокон. Растр нейромматидиев строго соответствует растру омматидиев. Нейромматидии образуют проекцию сетчатки с сохранением разрешающей способности оптики глаза.

Фототропизм. Жизнедеятельность насекомых, особенно с развитым зрением, определяется влиянием света. Посредством света у них запускаются ориентационные механизмы и суточная активность, через органы зрения поступает информация об окружающей обстановке. Для громадного количества насекомых свойственно явление положительного фототропического поведения – перемещение в область более высокой освещенности. Положительный фототропизм – причина лета ночных насекомых на искусственные источники света.

Ориентирующее воздействие света известно и для стрекоз. Для Anax imperator экспериментально показано влияние реакции "свет сверху" на стабилизацию полета. Так, стрекозы, закрепленные в специальном устройстве, позволяющем им взмахивать крыльями, в темноте характеризуются нестабильным, вращающимся вдоль продольной оси тела полетом. Направленное освещение подопытного насекомого вызывает вначале поворот головы к свету, а затем и всего туловища. Необходимо отметить, что управление моторными центрами осуществляется не только оптическими сигналами, но и от других сенсорных входов, в частности, от волосковых механорецепторов. Так, после перерезки чувствительных нервов, контролирующих положение головы относительно тела, или удаления волосковых механорецепторов у Anax imperator, стрекоза реагирует на источник света поворотом головы, но неуправляемое вращение туловища сохраняется. Одноглазые насекомые в закрепленном полете также вращаются вдоль продольной оси тела до тех пор, пока зрячий глаз не будет стимулирован светом до определенного уровня. Таким образом, реакция "свет сверху" действенна только в том случае, если возбуждению подверглось заданное количество омматидиев. Существуют ли специализированные участки глаза, возбуждение которых управляет реакцией "свет сверху", точно не установлено. Глаз стрекозы в дорсальной своей части имеет более крупные фасетки, чем в вентральной. Причем у видов, летающих на открытых пространствах (Anax, Aeschna, Libellula), граница между крупными и мелкими фасетками смещена сильнее в сторону вентральной части глаза, в сравнении со стрекозами, обитающими в закрытых пространствах (Zygoptera). Но такое увеличение дорсальной зоны глаза у крупных стрекоз не влияет на реакцию "свет сверху". Скорее всего подобное устройство глаза связано с пищедобыванием. У закрепленных стрекоз при диффузном освещении в полете наблюдается вращательное движение в том

случае, если закрашивали часть мелких фасеток в дорсолатеральной зоне одного из глаз.

Электрофизиологическими исследованиями в брюшной нервной цепочке стрекоз Sympetrum vulgatum обнаружено несколько типов нейронов, чувствительных к направлению освещения. Описанные нейроны обладают широкими, перекрывающимися рецептивными полями с разными диаграммами направленности. Предполагается, что некоторые из них могут управлять ориентационными реакциями стрекоз. Так, нейроны с равномерными (моно- и бинокулярными) диаграммами направленности, обладающие высокой светочувствительностью, могут управлять фототропическими реакциями насекомых при низких интенсивностях освещенности. Группа нейронов, характерными особенностями которых являются низкая светочувствительность и неравномерные диаграммы направленности (типа синусоидальных), способны, вероятно, управлять такими поведенческими реакциями, как поляротропизм, астроориентация и т.п.

Охотничье поведение. В опытах по изучению охотничьего поведения хищных насекомых часто исследуются реакции броска на добычу. Неоднократно опыты ставились на личинках стрекоз рода Aeschna, обладающих хорошим зрением и ведущих открытый образ жизни. При захвате добычи личинка выбрасывает маску, что легко фиксируется наблюдателем. Очень важно и то, что личинка может пытаться захватить не только мелких водных животных, но в условиях опыта и модели жертвы – небольшие движущиеся объекты. Использование моделей позволяет предъявлять личинкам объекты с заданными параметрами: размер, цвет и т.п.

Специальные опыты с личинками стрекоз показали, что реакция на добычу у последних возникает и сохраняется до тех пор, пока объекты подходящего размера воспринимаются как подвижные. Очень эффективным раздражителем для личинок являются зигзагообразные движения светлой точки со скоростью по вертикали 2,5 см/с (амплитуда вертикальных колебаний 0,2-4 см), а по горизонтали – 0,3 см/с.

Взрослые стрекозы родов Aeschna, Libellula, Sympetrum преследуют только подвижные жертвы. Стрекозы Libellula quadrimaculata относятся к группе подстерегающих хищников. Они могут питаться как у берегов водоемов, так и вдали от них. Стрекозы сидят на выступающих частях субстрата (верхушки трав, кустарников и т.п.) и взлетают за пролетающими насекомыми. Схватив добычу, они возвращаются к месту старта. Такое поведение стрекоз этой группы позволяет исследователю приблизиться к ним и с помощью удилища и тонкой лески показывать разные модели. В опытах (Мокрушов, 1972) при одновременном предъявлении белого и черного шариков, расположенных в 5 см один под другим, стрекозы L. quadrimaculata предпочитали захватывать нижний шарик, независимо от его цвета. Стрекозы чаще всего бросаются на модель при ее движении снизу вверх, особенно подни-

мающуюся над силуэтами деревьев. Охотящееся насекомое обнаруживает цели, движущиеся с угловой скоростью до 400 град/с и с угловыми размерами около 5 мин. Зависимость реакции преследования от размеров модели показана в табл. 3.

Таблица 3

Зависимость реакции преследования L. quadrimaculata

Размер цели, (мм)	Продолжение учета, (мин)	Число бросков в минуту	Максимальная дальность обнаружения, (м)
1,5	40	6,80	1,0
3,0	50	5,20	1,5
6,0	50	3,30	3,0
1,2	45	0,44	–

Оптомоторная реакция. Многие животные обладают способностью реагировать на перемещение в их поле зрения различных объектов движением глаз, головы, приближением тела или поворотом всего животного в сторону видимого движения. Такое компенсирующее движение в ответ на зрительные раздражители получило название оптомоторной реакции (ОМР).

ОМР наблюдались у ракообразных, головоногих моллюсков, рыб, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих (в том числе и у человека). Зрительно-двигательная реакция свойственна и насекомым.

Нервной основой поддержания ОМР, по всей вероятности, служат нейроны, чувствительные к направленному движению (дирекционно-чувствительные, ДЧ-нейроны). Для этих нейронов характерна реакция возбуждения на движение объекта в определенном направлении (предпочитаемом). При движении в противоположном (нулевом) направлении активность нейрона уменьшается или полностью отсутствует. Детекторы направления описаны на разных уровнях зрительного анализатора позвоночных, некоторых ракообразных и у насекомых: саранчи, мух, пластинчатоусых жуков и у стрекоз.

Обстоятельное изучение ДЧ-нейронов у насекомых показало, что они обладают некоторым набором общих свойств для многих изученных видов. Главным свойством ДЧ-нейронов является способность возбуждаться на движение объекта в предпочитаемом направлении. Реакция ДЧ-нейронов у насекомых не зависит от знака контраста между объектом и фоном. На предпочитаемое направление не оказывают влияния ни форма и площадь, ни яркость движущегося объекта. Так, сложные предметы, перемещающиеся в предпочитаемом направлении, вызывают реакцию такого же типа, как и простое темное пятно. Движение в направлении, перпендикулярном к предпочитаемому, реакции не вызывает.

У всех изученных объектов выделено четыре основных направления дирекционной чувствительности, которые, как и у позвоночных, примерно совпадают с горизонтальной и вертикальной осями головы насекомого. Так, у 15 ДЧ-нейронов, которые были обнаружены в Lamiganglionaris стрекоз Aeschna viridis, Sympetrum flaveolum, рецептивные поля занимали область диаметром 40-60 град., а их ориентация распределялась следующим образом: 6 нейронов были чувствительны к движению снизу вверх, 5 – сверху вниз и 4 – от головы к хвосту (каудально). Кроме того, в коннективах стрекоз Libellula, Sympetrum, Leucorrhinia отводятся ДЧ-нейроны, которые в 1,5-2 раза и более чувствительны к движению расчлененного узора (шахматным, случайным), чем к узору из вертикальных полос.

Выделение направленного движения происходит в результате тормозящего взаимодействия между соседними нейромматидиями, причем процесс торможения распространяется односторонне – в нулевом направлении от возбужденного участка (Францевич, 1969).

Поведение стрекоз, управляемое зрением. Сложные формы поведения стрекоз (выбор и охрана территории, распознавание брачных партнеров и т.п.) на нейронном уровне не исследованы. Существуют определенные трудности при исследовании сложных форм поведения и в полевых условиях, поскольку метод условных рефлексов к стрекозам пока применить не удалось. Работы по территориальному поведению стрекоз носят описательный характер. В исследованиях репродуктивного поведения стрекоз и, в частности, по распознаванию брачных партнеров применяются такие приемы, как перекраска живых насекомых или их трупов, показ синтетических моделей и т.п.

Территориальное поведение и ориентация на местности. После окрыления и до начала репродуктивного периода стрекозы интенсивно питаются, ведя хищнический образ жизни. Питаются они на определенных участках, которые можно защитить от других стрекоз. Охрана индивидуальных участков питания от особей этого же вида или особей другого вида рассматривается как охотничий территориализм.

Особенно заметно территориальное поведение проявляется у самцов некоторых видов стрекоз в репродуктивный период. Участки местности, где ожидается появление самок, самцы могут охранять как в полете (Anax, Aeschna), так и сидя на выступающих частях субстрата (Calopteryx, Libellula, Sympetrum). Выбор места для посадки или места патрулирования над охраняемым участком в первую очередь зависит от видовой принадлежности. Почти у всех групп стрекоз размер охраняемого участка определяется размерами насекомого и в значительной мере зависит от количества самцов, присутствующих в местах спаривания. Как правило, с увеличением количества особей на единицу площади уменьшается размер охраняемой территории. Для некоторых видов стрекоз (Calopteryx maculata, Leucorrhinia rubicunda) при высокой плотности насекомых территориальное поведение подавляет-

ся. Плотность активных самцов на определенном участке зависит не только от их физиологического состояния и погодных условий, но и от таких факторов, как топография местности и растительность на ней, степень освещенности солнцем и т.п.

Роль зрения при территориальном поведении у стрекоз сводится не только к выбору по оптическим признакам участка, пригодного для размножения. Самцы Plathemis lydia могут неоднократно возвращаться к своим участкам с мест охоты или ночлега за несколько километров. L. quadrimaculata, пролетев несколько метров над водой в погоне за соперником или самкой, безошибочно возвращаются к месту старта. Стрекозы Lestes barbara после разлета с мест окрыления способны снова находить родные водоемы.

Строгих доказательств о том, каким образом стрекозы решают эти довольно сложные ориентационные задачи, пока не существует. Можно только предполагать, что самцы многих видов стрекоз, обладающих территориальным поведением, при возврате к водоемам, выборе на этих водоемах участка, пригодного для яйцекладки и насеста на охраняемой территории, используют местные ориентиры. Неоднократные возвраты из разных точек территории к месту старта стрекозы могут осуществлять по астроориентирам.

Репродуктивное поведение. У стрекоз существует некоторый набор механизмов (оптических и неоптических), обеспечивающих репродуктивную изоляцию между видами. К неоптическим механизмам можно отнести:

1) сезонную изоляцию, которая может быть между видами, похожими по поведению и местам обитания, но размножающимися в разное время сезона. Например, стрекозы родов Sympetrum, Leucorrhinia;

2) временную изоляцию – у многих видов стрекоз активность приурочена к разному времени светового периода;

3) изоляцию на местности – близкие виды стрекоз предпочитают разные места встречи брачных партнеров, хотя яйцекладку эти виды могут осуществлять в одних и тех же местах;

4) механическую изоляцию – несоответствие размеров самих животных. У некоторых групп стрекоз обнаруживается морфологическое несоответствие в строении анальных придатков самцов, структуре переднегруди и головы самки.

Оптическая изоляция. Органам зрения принадлежит ведущее место в выборе и распознавании брачного партнера у стрекоз. Возможно, что отправление таких функций, управляемых зрением, как охотничье поведение, ориентация на местности и т.п. может осуществляться по яркости, и наличие цветового зрения не обязательно.

Половой диморфизм у стрекоз играет определенную роль в репродуктивном поведении этих насекомых. Необходимо отметить, что цвет стрекоз меняется с возрастом и окончательно устанавливается к моменту половой

зрелости. Примерно 10 % видов стрекоз имеют крыловой узор, что также, вероятно, способствует видовому распознаванию.

Рассмотрены лишь некоторые вопросы, касающиеся поведения стрекоз, управляемого зрением. Данные многочисленных опытов свидетельствуют о том, что в результате специализированного взаимодействия (возбуждения, латерального или унилатерального торможения) между нервными элементами зрительной системы стрекоз происходит выделение специфических признаков в оптическом окружении насекомого, что, в свою очередь, запускает и поддерживает многие простые поведенческие реакции. Несмотря на то, что поведение стрекоз постоянно привлекает внимание исследователей разных специальностей, еще недостаточно освещена роль зрительного анализа в решении этими насекомыми таких задач, как ориентация на местности (в том числе и миграции), способность самок некоторых видов стрекоз находить субстрат для откладывания яиц. Так, яйцекладущие тандемы Erythromma najas очень привлекаются плавающими на поверхности воды плодами кубышки желтой. Особенность такого поведения отмечена для стрекоз Lestes barbara, откладывающих в условиях Сибири яйца только в сусак зонтичный; охотничье поведение, в частности, такое часто встречающееся явление, как "роевое питание". Стрекозы Aeschna, Libellula собираются в многочисленные стаи в местах скопления мелких насекомых. Заслуживают внимания и некоторые другие акты поведения стрекоз. Так, только что окрылившиеся самки Aeschna grandis, еще не окрепшие, отлетев от воды, как правило, садятся для отдыха на растения, имеющие бурую окраску. По всей вероятности, выбор стрекозами субстрата для посадки растения такого цвета не был случайным.

Этология стрекоз (на примере рода Sympetrum). Оптические признаки занимают определенное место среди различных факторов межвидовой изоляции у стрекоз. Для территориальных самцов важна способность дистантно узнавать особь своего вида, что позволяет им избегать как бесполезных стычек с самцами, так и экономить силы, не преследуя самок других видов.

Удобным объектом для исследования роли зрительных стимулов в распознавании самцов и самок своего вида у стрекоз являются стрекозы рода Sympetrum. Самцы S. sanguineumr:, S. flaveolum, S. vulgatum, S. pedemontanum, S. danae обладают территориальным поведением, а их распределение по сезону и на местности широко перекрывается. В некоторых местах могут одновременно присутствовать самцы сразу 4-5 видов. В местах скопления самцов можно встретить одиночных самок и тандемы (Белышев, Харитонов, Борисов и др., 1989).

Распределение видов в пространстве и во времени. В местах наблюдения стрекоз Sympetrum первыми окрыляются и созревают самцы S. flaveolurn, затем следуют: S. sanguineum, S.pedernontanum, S. danae, S. vulgatum. Период размножения всех пяти видов перекрывается в августе – сентябре. Самцы S. flaveolurn, S. sanguineum занимают участки на берегах не-

больших водоемов, на лугах и пересыхающих болотах. Обычно территориальные самцы S. sanguineum занимают более высокий ярус и сидят на травинках, кустиках, в то время как более агрессивные S. flaveolurn предпочитают дороги, широкие листья. На растениях вдоль каналов с чистой водой встречаются совместно S. pedemontanum и S. sanguineum. На дорогах пойменных лугов наиболее часто можно встретить самцов S. vulgatum. Другие виды Sympetrum в этих местах бывают редко.

Видовые различия. Признаки самцов и самок пяти видов Sympetrum указаны в табл. 4. Наблюдение крыльев стрекоз в желтом и ультрафиолетовом свете показало, что узор крыльев S. flaveolurn и S. pedemontanum выглядит для стрекоз гораздо контрастнее, чем для человека – наблюдателя; крылья S. vulgatum и S. sanguineum заметно темнее прозрачных крыльев S. danae.

Размер и форма тела. Самцам S. sanguineum и S. vulgaturn, имеющим прозрачные крылья, но несколько отличающимся по размеру, Показ серии моделей (с пропорциональным изменением их длины от 27 до 50 мм) самцам S. sanguineum и S. vulgaturn, не установил связи между размером модели и типом реакции.

Таблица 4

Видовые различия рода Sympetrum

Вид	Размер самца		Цвет тела		Цвет крыловой пластинки
	Длина тела	Размах крыльев	Самец	Самка	
S. sanguineum	33,6±1,2	55,0±2,6	Кроваво-красный	Желтоватый	Слегка дымчатый
S. vulgatum	39,3 ±2,0	58,6±1,4	Вишнево-красный	Серо-бурый	Буроватый
S. flaveolurn	33,6± 0,7	57,3± 2,4	Оранжево-красный	Буро-желтый	Прозрачный
S. danae	31,7 ±0,4	49,4±1,3	Черный	Желто-бурый	–
S. pedemontanum	31,8 ±0,6	53,7± 0,7	Кораллово-красный	Желтый	–

Наиболее важный признак, привлекающий самцов, – темный центр определенного размера (6×12 мм) и крылья вокруг него. Самцы реагируют и на крыло без тела. В опытах с моделями "самца" материал крыла для атакующих самцов безразличен. Подвеска модели вниз или вверх головой не имеет значения. Стрекозы одинаково реагируют на модели без "груди".

Кольцевая модель и модели с множественными элементами (тело или хвост) не запускают атаки или вызывают бегство. Наиболее привлекательной моделью самца, поведенческая эффективность которой превышает 90-95 %, – пленочный диск с темным компактным центром (рис. 20, I).

Результаты опытов с моделями «самок» разной формы представлены на рис. 20, II.

Снижают привлекательность моделей такие их искажения, как утолщение брюшка или добавочная голова. Перемещение таких моделей самцы сопровождают движениями головы, но не взлетают.

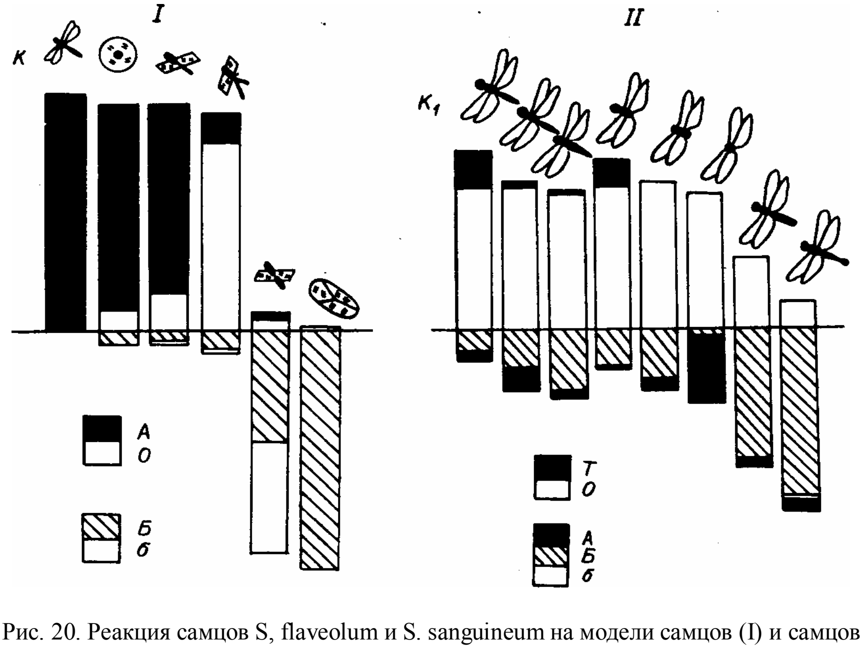

Рис. 20. Реакция самцов S, flaveolum и S. sanguineum на модели самцов (I) и самцов S. flaveolum на модели самок (II) разной формы. Образцы моделей показаны сверху. А – атака; О – осмотр; Б – безразличие; б – бегство; К – контроль – мертвый самец; $К_1$ – контроль – мертвая самка S. vulgatum; Т – тандем.

Узор крыла. Для самцов S. flaveolum необычайно привлекательны модели с оранжевым прикорневым пятном. Крыло без тела, но с оранжевым пятном в центре вызывает агрессию со стороны самцов S. flaveolum. Сверхоптимальными являются модели с желтым пятном, которое занимает половину крыла. Самцы S. flaveolum надежно отличают модели с прикорневым оранжевым пятном от моделей без пятна, имитирующих S. sanguineum. Для самцов S. pedemontanum 100 % атак вызывают модели с телом и полосами по

краям крыльев. Модели с прикорневым пятном и вообще без узора не вызывают реакции преследования со стороны стрекоз этого вида.

Цвет. В опытах с моделями самца у стрекоз Sympetrum ключевой стимул, запускающий атаку с высокой эффективностью, сводится к простейшим концентрическим конфигурациям из компактного тела, диска крыла и узоров на нем. Казалось бы, что для стрекоз не менее важным ключевым стимулом должно служить удлиненное брюшко. Но, как показали опыты с моделями, для атакующего самца Sympetrum положение брюшка и даже его отсутствие не влияют на его действия. Именно в таком ракурсе, без выдающегося брюшка, атакующий самец наблюдает своего соперника во время погони или спирального полета головой к голове.

Поведение самки на территории резидентного самца отличается от поведения самца-нарушителя. Она не вступает в борьбу, а пытается спастись бегством. Преследуя самку, самец занимает верхний эшелон и ориентирует свой полет вдоль тела самки. В этом случае существенную роль играют элементы формы тела (например, голова – место захвата в тандем) и его цвет.

В том и другом случае важнейшим положительным признаком модели является наличие крыльев. С точки зрения оптики, крылья – это материал, задерживающий или пропускающий около 10 % световых лучей. Самцы, подлетая к сопернику снизу, рассматривают его на фоне неба и поэтому плохо различают цвета, а крылья видят как тень. Самку самцы наблюдают сверху, в отраженном свете. Здесь может играть определенную роль отражение ультрафиолетовых и синих лучей от крыльев. Возможно, из-за последнего эффекта и не удалось смоделировать крылья для самки. При распознавании конспецифичной особи сверху становится важным наличие у стрекоз цветового зрения. Сравнение возможностей цветового зрения человека и стрекоз на графических моделях (треугольниках смешения цветов) показывает, что стрекоза видит чистые излучения в отличие от человека менее интенсивно окрашенными; реальные объекты – самец, самка, фон – окрашены для стрекоз и для человека одинаково. Самцы и самки довольно близки по окраске, различие их по цвету требует у человека и стрекоз примерно равной тонкости анализа.

Наличие у стрекоз Sympetrum красночувствительного приемника само по себе не обеспечивает узнавания самца на фоне растительности, но в результате определенного взаимодействия между красно- и зеленочувствительными приемниками такое выделение может осуществляться. Так, признаком цвета самца может служить возбуждение красночувствительного приемника, вдвое и более сильное, чем возбуждение зеленочувствительного рецептора. Одинаковое возбуждение красного и зеленого приемников служит сигналом об однородном фоне. Самка может быть опознана в том случае, если возбуждение обоих рецепторов будет находиться на промежуточном уровне.

Виды рода Sympetrum, которые имеют заметный узор крыльев, а именно S. flaveolum и S. pedemontanum, надежно отличают по этому признаку особей своего вида от других стрекоз. Эта способность особенно важна для S. pedemontanum, который вынужден выискивать партнеров своего вида в превосходящем по численности населении других стрекоз. S. sanguineum, лишенный узора на крыле, обладает гораздо меньшей избирательностью реакций. Наличие чуждых виду признаков уменьшает привлекательность, но не уничтожает ее.

Расчеты показывают, что глаз S. pedemontanum может разрешить три элемента модели, а именно центр тела, прозрачную и окрашенную часть крыла, только в том случае, если изображение проектируется в диаметре не менее чем на пять фасеток. Критическое расстояние, на котором тело и краевая полоса S. pedemontanum видны раздельно, составляет всего полметра. Поэтому для дальнего распознавания особей своего вида, имеющих узор на крыле, выгодно располагать их элементы как можно ближе или как можно дальше от тела.

Трофические связи стрекоз. Стрекозы – массовый компонент многих водных и наземных биогеоценозов. По типу питания это активные хищники как в личиночной, так и имагинальной фазах, вносящие существенный вклад в процессы круговорота и трансформации вещества в экосистемах.

Для изучения трофических связей личинок существует ряд простых и не очень трудоемких методик, позволяющих выявить рацион, суточную и сезонную активность питания и некоторые другие вопросы. Наиболее часто используемый метод – анализ содержимого фекалий личинок, который применяли Попченко, 1971, Thompson, 1975. С помощью этого метода Притчард (Pritchard, 1964) выяснил рацион личинок стрекоз различных видов. Основную долю в нем составляли личинки хирономид, равнокрылых стрекоз, мелкие ракообразные, моллюски. Всего же он идентифицировал 17 групп беспозвоночных, остатки которых встречались в фекалиях личинок.

При изучении состава жертв личинок Anax imperator в естественных условиях установлено, что они питаются главным образом личинками поденок, равнокрылых стрекоз, хирономид и водных клопов. Использование хищником – полифагом в пищу жертв определенного вида зависит от многочисленных факторов: сезонной и суточной активности жертв, их биотопического распределения, различных поведенческих реакций на одни и те же изменения биотических и абиотических факторов.

Личинки стрекоз – полифаги – питаются теми объектами, которые являются для них более доступными в соответствующих условиях, что говорит о широкой адаптации стрекоз к нестабильным биотическим факторам среды – существенному колебанию численности всех видов жертв по сезонам и годам.

В фауне зарослей различных пресных водоемов большое значение приобретают личинки стрекоз, из которых многие относятся к типичным хищникам, питающимся крупными подвижными водными животными. Крупные личинки разнокрылых стрекоз представляют интерес как прямые

потребители личинок и мальков рыб, как конкуренты рыб в питании ракообразными (в первую очередь дафниями) и личинками комаров. Значительный вред рыбному хозяйству приносят крупные личинки Aeschna grandis и Anax imperator, которые в массе потребляют в прудах мальков карпа и линя. Личинка A. imperator массой 971,3 мг съедает до 1226,8 мг мальков карпа (Березина, 1947). Наибольший вред в нерестово-выростных прудах приносят личинки стрекоз из семейств Aeschnidae и Libellulidae.

Для выяснения роли личинок стрекоз в водных экосистемах в течение ряда лет на оз. Нарочь (Белоруссия) проводилось изучение количественных закономерностей роста, питания, интенсивности обмена.

Сообщество личинок стрекоз, обитающих на литорали оз. Нарочь, включало 11 видов личинок стрекоз. Основными фоновыми видами на различных участках литорали оказались Enallagma cyathigerum, Ischnura elegans, Lestes sponsa, Sympetrum vulgatum, Cordulia aenea. В некоторых биотопах среди доминантных видов отмечены личинки Aeschna grandis. Удельный вес личинок стрекоз в общей биомассе бентоса в летнее время составляет около 30 % (3 г сырой массы на 1 м литорали при общей биомассе бентоса 9,8 г/м). Суммарная биомасса комплекса хищных насекомых, включающего помимо личинок стрекоз хищных клопов, жуков, личинок поденок, ручейников и другие группы, достигает на некоторых участках литорали 4,6 г/м^2.

Предпочитаемыми и наиболее благоприятными для личинок стрекоз являются биотопы с заиленным грунтом и обильными зарослями макрофитов.

Результаты наблюдений позволили установить, что максимальная численность личинок стрекоз наблюдается в июне. Активный лет происходит в июле (стрекозы летней группы). В этот период в популяциях преобладают крупные особи с большой массой тела. Аналогичные результаты дает и анализ весенней популяции, основу которой составляют перезимовавшие особи с высокими весовыми и линейными показателями. С середины лета появляются личинки новой генерации, численность которых возрастает к осени.

Для установления возрастного состава популяций личинок стрекоз, а также при постановке длительных физиологических экспериментов возникает необходимость получить данные о массе тела насекомых и линейно-весовых характеристик.

Между параметрами существует степенная зависимость, выражающаяся формулой $W = a\ 1^b$, где W – масса тела, l – длина тела, a – специфическая для каждого вида константа, равная массе животного при единице длины; b – константа, являющаяся показателем характера изменения формы тела животного в период роста. Расчет констант a и b проводится методом наименьших квадратов, который позволяет найти уравнение линейной регрессии $\lg W = \lg a + b \lg 1$. Если рост происходит с сохранением геометрического подобия, то b = 3, в других случаях b > или b < 3. Установление констант a и

b позволяет рассчитать массу животных с достаточной для многих целей точностью по такому легко определяемому показателю, как длина тела.

Полученные данные для четырех видов разнокрылых стрекоз: Ae. grandis, Ae. juncea, L. quadrimaculata, S. vulgatum и трех видов равнокрылых: E. najas, I. elegans и E. cyathigerum – позволяют сделать вывод о высокой степени корреляции массы тела личинок стрекоз и их линейных размеров. Коэффициент корреляции r колеблется в нешироких пределах: от 0,912 до 0,994 и лишь для Erythromma najas r= 0,810.

Рассчитанные константы b для всех видов < 3 и колеблются незначительно, но у личинок разнокрылых стрекоз имеют несколько более высокие значения. Исключение составляют личинки Aeschna grandls (b = 2,12 ± O,198).

Величина константы a специфична для каждого вида, но, естественно, более высока у личинок разнокрылых стрекоз, отличающихся более крупными размерами и, соответственно, большей массой тела на единицу длины (рис. 21).

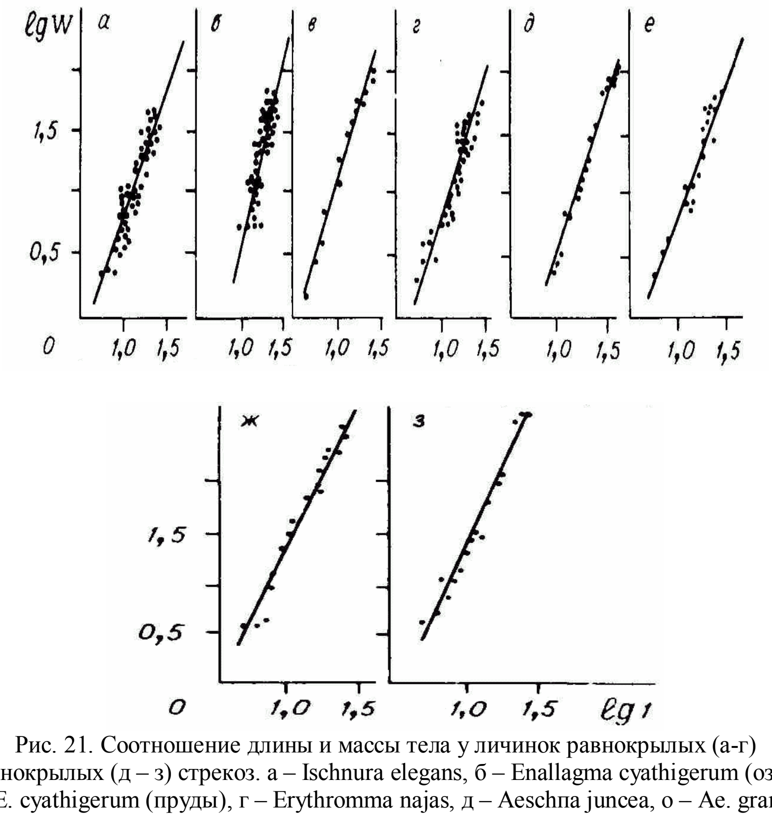

Рис. 21. Соотношение длины и массы тела у личинок равнокрылых (а-г) и разнокрылых (д – з) стрекоз. а – Ischnura elegans, б – Enallagma cyathigerum (озеро), в – E. cyathigerum (пруды), г – Erythromma najas, д – Aeschпa juncea, о – Ae. grandis, ж. – Libellula quadrimaculata, з – Sympetrum vulgatum.

Некоторая разбросанность точек может быть объяснена рядом причин. Прежде всего, это связано с особенностями линейного роста личинок стрекоз. В течение одного личиночного возраста при неизменных линейных размерах (после уплотнения хитинизированной кутикулы покровов) продолжается возрастание индивидуальной массы тела. Так, для личинок Ischnura elegans (рис. 21, а) при длине тела 10 мм (lg 1 == 1,0000) отмечено колебание массы тела от 3 до 7 мг (lg W = 0,4771-0,9031). Сходные результаты получены для личинок других равнокрылых стрекоз (рис. 21, д-з).

С другой стороны, масса тела личинок стрекоз одного возраста с одинаковыми линейными размерами иногда оказывается различной в связи с отсутствием или наличием воды в ректальном отделе кишечника. Это возможно, прежде всего, для личинок разнокрылых стрекоз, хотя исключение не составляют личинки и равнокрылых стрекоз.

Для выяснения значения личинок стрекоз в водных биоценозах важно знать некоторые характеристики их питания. Это касается как механизма захвата пищи, так и состава и величины рациона, усвояемости корма, элективности питания.

Для определения величины суточного рациона личинок стрекоз была поставлена серия опытов с массовыми видами. Отбирались животные приблизительно одинаковой массы. В качестве кормовых объектов личинкам стрекоз предлагались мальки рыб, олигохеты, хирономиды и водяные ослики.

Кормление стрекоз проводилось один раз в сутки. Навеска корма обычно была не менее 30 % от массы личинок в связи с характерным для водных хищников избыточным питанием, отмеченным у гидробионтов не только в опытах, но и в естественных условиях.

Количество потребляемой пищи определяли как разность между заданным и оставшимся кормом. Величина рациона выражена в весовых и энергетических (кал) показателях. Абсолютные величины рационов у личинок стрекоз разных родов и подотрядов обнаруживают отчетливую тенденцию к повышению по мере возрастания индивидуальной массы животного (рис. 22).

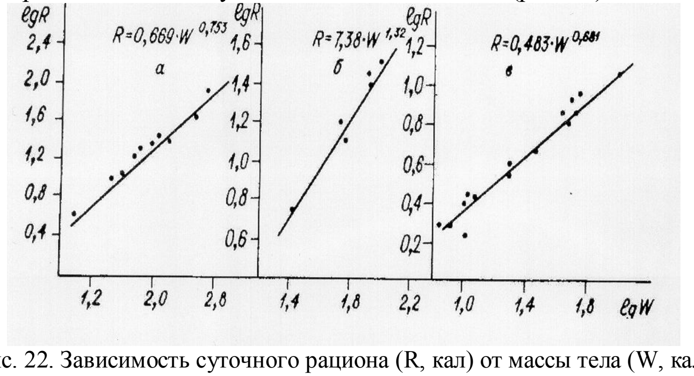

Рис. 22. Зависимость суточного рациона (R, кал) от массы тела (W, кал) у личинок стрекоз; а – род Aeschna, б – род Cordulia, в – Zygoptera.

Рацион, выраженный в процентах от массы тела (кал), закономерно падает (рис. 23). Таким образом, количество пищи, потребляемое личинками стрекоз в расчете на 1 экз., возрастает с увеличением массы тела, а в расчете на единицу веса – снижается. Это хорошо прослеживается по результатам оценки рационов личинок стрекоз рода Aeschna. При массе тела личинок 55,65-92,09 мг (R/W x 100) параметр составляет 14,5-26,26 %. У личинок, масса тела которых равна 148,34-07,06 мг, указанный показатель снижается до 13,57-9,05 %.

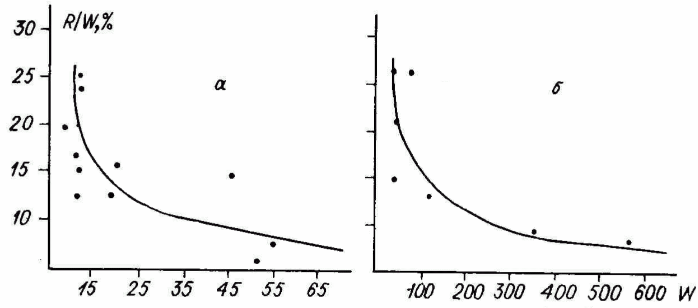

Рис. 23. Изменение величины суточного рациона (R) от массы тела (W) в процентах у личинок стрекоз подотрядов Zygoptera (а) и Anisoptera (б).

Установлена зависимость величины среднесуточного рациона (R) от массы тела (W) для разных групп личинок стрекоз и для всего отряда в целом (рис. 24).

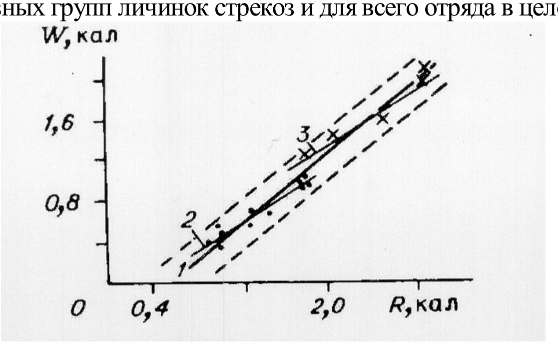

Рис. 24. Зависимость рациона от массы тела.
1 – Odonata в целом, 2 – Anisoptera, 3 – Zygoptera. Шкалы логарифмические.

Величина рациона находится в параболической зависимости от массы тела. Эта зависимость может быть выражена уравнением $R = p\ W^m$, где R – суточный рацион (в единицах массы или энергии);

W – масса животного; p – константа, определяющая уровень потребления пищи в данных условиях за единицу времени при W = 1; m – коэффициент, определяющий скорость изменения рациона при увеличении массы организма.

На основании экспериментальных данных методом наименьших квадратов рассчитаны уравнения зависимости рациона от массы тела личинок равнокрылых и разнокрылых стрекоз.

Для Zygoptera уравнение имеет вид:

$$R = 0{,}449\ W^{0{,}713},$$

где R – суточный рацион 1 экз. в калориях, W – эквивалентная массе энергетическая ценность одной особи.

Для Anisoptera уравнение имеет вид:

$$R = 1{,}062\ W^{0{,}657},$$

суммарно для Odonata уравнение имеет вид:

$$R = 1{,}298\ W^{0,\ 88}$$

Таким образом, зная линейные размеры личинок стрекоз, можно рассчитать массу их тела, а по показателям массы тела определить величину рациона.

Трофические связи мух-сирфид

У подавляющего большинства двукрылых главные биологические функции имаго – размножение и расселение – связаны с такими энергетическими затратами, для обеспечения которых недостаточно запасов, накопленных личинками. Прежде всего, это относится к тем группам двукрылых, имаго которых имеет достаточно продолжительный период существования и активно передвигается. В связи с этим логично допустить, что имагинальное питание могло и должно было стать одним из решающих моментов, повлиявших на эволюцию отряда двукрылых насекомых.

Для осуществления акта питания жидкой пищей чрезвычайно важными являются две функциональные характеристики хоботка двукрылых, дополняющие друг друга. Первая из них – подвижность хоботка как единого органа, вторая – форма и площадь рабочей поверхности лабеллумов. Пищевой субстрат, который используют детритофаги и сапрофаги, реализующие наиболее древний тип питания, обычно представляет собой полужидкую массу, как правило, с большой открытой поверхностью – в виде капли или лужицы. Такая пища легкодоступна даже для обладателей очень короткого хоботка. Это же относится и к таким субстратам, как выделения спорофитов и нектар цветковых растений с экстрафлоральными или открыто расположенными флоральными нектарниками. Для эффективного добывания пищи из таких ее источников степень подвижности хоботка как целого не играет существенной роли. Короткий хоботок большинства двукрылых перемещается только в вертикальном направлении, поднимаясь или опускаясь, поэтому у короткохоботных двукрылых успешный сбор пищи зависит от площади рабочей стороны лабеллумов. Действительно, большинство короткохоботных имеет крупные лабеллумы, обеспечивающие высокую эффективность всасывания.

Коротким малоподвижным хоботком трудно или совсем невозможно добывать пищу, находящуюся в трещинах или углублениях, а также из

заглубленных флоральных нектарников. У ряда групп двукрылых из таких семейств, как Bombyliidae, Nemestrinidae, Acroceridae, Syrphidae произошло удлинение хоботка и возникла специализация к питанию нектаром, сопровождавшаяся сужением лабеллумов и образованием специфического приспособления – шиловидного замыкательного аппарата псевдотрахей, обеспечивающего надежную фильтрацию пищи. В тех же случаях, когда хоботок остается коротким, недостаточная его мобильность может частично компенсироваться подвижностью всей головы. Эта подвижность обеспечивается взаимоприспособлением соответствующих структур головы и переднегруди в зоне их сочленения. Такое взаимоприспособление наблюдается у большинства двукрылых. У Syrphidae короткий хоботок значительно более подвижный. Это достигается благодаря образованию роструma. Наличие рострума обеспечивает возможность довольно сложных движений хоботков. Таким образом, высокая степень подвижности – это качество, возникшее в процессе эволюции короткого хоботка двукрылых, характерное для ротовых органов многих высших двукрылых.

В ходе исторического развития двукрылых эволюция ротовых органов имаго, вероятно, проходила через несколько последовательных или последовательно-параллельных этапов. На первом, начальном, этапе эволюции диптероидного хоботка происходило превращение нижнегубных щупиков в сосательные лопасти – лабеллумы. Именно образование лабеллумов является узловым моментом эволюции ротовых органов имаго двукрылых. Олигомеризация члеников щупиков сопровождалась изменением характера внутренней их поверхности, образованием множества складок, которые послужили зачатками будущих псевдотрахей. Второй этап эволюции связан с редукцией мандибул, возникновением сложной системы псевдотрахей на лабеллумах. Формируется замыкательный аппарат псевдотрахей. Лабеллумы окончательно превращаются в специализированный орган сбора пищи.

Итогом третьего этапа эволюции ротовых органов двукрылых является образование сложного мускоидного хоботка. Редуцируются не только мандибулы, но и максиллы. Происходит формирование рострума и орального диска. У высших двукрылых на оральном диске происходит дифференциация функционально различающихся зон. Выделяются зона фильтрации (собственно псевдотрахеи) и зона механической переработки пищи (те участки псевдотрахей, где видоизмененные дужки остова псевдотрахей образовали «зубы» и «скребки»). Таким образом, оральный диск становится органом не только сбора, но и первичной обработки пищевого субстрата. Когда предварительная фильтрация жидкой пищи не является необходимой, всасывание ее может осуществляться непосредственно через оральное отверстие, располагающееся на конце гаустеллума. Тем самым нижняя губа возвращается к своей исходной функции – непосредственно принимает участие в процессе сбора пищи.

Эволюция ротовых органов имаго на протяжении всех этапов имела два главных направления. С одной стороны, приспособление к питанию только на жидких пищевых субстратах привело к высокой степени специализации отдельных частей ротовых органов. Типичными примерами

могут служить удлиненные и длинные хоботки Syrphidae с надежным фильтрующим механизмом. С другой стороны, у многих двукрылых благодаря развитию на лабеллумах дополнительных морфологических структур (таких как «зубы», «скребки») значительно расширились функциональные возможности хоботка. Такой хоботок вновь приобрел первоначально утраченную способность осуществлять «грызущие» функции. Этот процесс обеспечил универсализацию устройства ротовых органов имаго, благодаря ему расширились трофические связи соответствующих групп двукрылых насекомых.

Эволюция двукрылых сопровождалась совершенствованием целого ряда жизненно важных структур и органов как личинок, так и имаго. Среди насекомых именно двукрылые освоили практически все возможные среды обитания. Такая экспансия двукрылых стала возможной благодаря скоординированной эволюции личинок и имаго.

Изменение среды обитания личинок, вышедших из воды на сушу, сопровождалось увеличением продолжительности жизни имаго и возникновением у последних способности к быстрому и активному передвижению. И то, и другое обеспечило имаго возможность успешного поиска субстратов, пригодных для развития личинок и, в конечном итоге, успешное размножение и расселение. В процессе скоординированной эволюции имаго и личинок двукрылых имагинальное питание становится необходимой жизненной функцией, характерной для большинства групп современных двукрылых. Закрепление этой функции было обеспечено эволюцией соответствующих структур ротового аппарата имаго. Таким образом, имагинальное питание, специализация или универсализация соответствующих морфологических структур и органов в процессе эволюции, несомненно, относятся к числу важнейших факторов, обеспечивших биологический прогресс отряда двукрылых.

Мухи-журчалки, или сирфиды, принадлежат к числу наиболее обычных и весьма разнообразных антофильных насекомых; их основной пищей являются пыльца и нектар цветковых растений. Учитывая видовое богатство семейства и массовость многих видов, возникает вопрос, каким образом эти мухи избегают острой конкуренции при использовании довольно однообразного источника пищи.

Изучению трофических связей сирфид с растениями посвящено множество публикаций. В работах, посвященных взаимодействию насекомых различных отрядов с цветковыми растениями, есть сведения о сирфидах (Скуфьин, 1964; 1979; Антонова, 1970; Чернов, 1978; Batra, 1979; Lask, 1979; Pleasants, Zmimerman, 1979; Tependino, Parker, 1981; Spears, 1983; Kevan, Barker, 1983). Сирфидам на стадии имаго необходимо питаться (Зайцев, 1987). Доказано, что сирфиды потребляют нектар и пыльцу различных цветковых растениий (Гринфельд, 1978; Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Участию сирфид в антофильных комплексах различных растений посвящено множество работ (Багачанова, 1990; Зимина, 1957; Batra, 1979; Eberle, 1976; Barendregt, 1975; Krormann, 1977; Leereveld и др., 1976; Miliczky, Osgood, 1979). В некоторых из них приводятся лишь списки видов мух-журчалок, собранных с различных растений, в других – содержится анализ структуры антофильных комплексов растений определенной местности, а также

анализ факторов, влияющих на пищевую специализацию сирфид. Ряд публикаций посвящен участию сирфид в переносе пыльцы (Hippa, Koponen, 1976; Hippa, Koponen, Osmonen, 1981а,б,в; Radisic и др. 1991; Smiljka, Predrag, 1992; Simic, 1994). В них детально рассмотрена структура пыльцевых зерен, найденных на журчалках различных видов, также содержатся сведения о переносе пыльцы журчалками отдельных видов, указаны предпочитаемые сирфидами растения, среди которых наиболее посещаемыми названы ивы различных видов (Salix spp.). Часть работ посвящена исследованию соотношения пыльцы и нектара в пищевом рационе сирфид (Багачанова, 1987; Мутин, 1987г; Holloway, 1976; Stelleman, Meeuse, 1976; Leereveld. 1982; Gilbert, Owen, 1990). В данных работах на основе анализа пыльцы из зоба и кишечника сирфид, а также других методов установлены предпочтения сирфидами пыльцы определенных растений, выявлена реакция сирфид на различные запахи. цвет, форму цветка или соцветия, детально рассмотрены связи сирфид отдельных родов (например, Platycheirus и Melanostoma) с ветроопыляемыми растениями, имеются сведения по степени питательности пыльцы и нектара различных растений, по строению цветков, предпочитаемых сирфидами. Наряду с традициоными работами по выявлению видового состава опылителей отдельных растений интересны исследования морфоэкологического характера, в которых выясняется зависимость пищевого рациона сирфид от особенностей строения их ротовых частей (Holloway, 1976; Schuhmacher, Hoffmann, 1982; Gilbert, 19856).

Обобщение литературных данных (В.А. Мутин 1987) показывает, что эта проблема решается сирфидами двояко: путем специализации к питанию преимущественно пыльцой и нектаром и ограничением числа кормовых растений. Как показали исследования Ф. Гильберта (Gilbert, 1981), существует прямая зависимость между относительной длиной хоботка сирфид и соотношением потребляемых ими пыльцы и нектара. Исходя из полученных им данных и анализа морфологии хоботка, мух-журчалок можно разделить на поллинофагов (пыльца в диете составляет более 50 %) и нектарофагов (пыльца в диете составляет менее 50 %). У первых хоботок короткий, его длина не превышает 24 % длины тела, лабеллумы широкие, расположены перпендикулярно или почти перпендикулярно по отношению к главной оси хоботка. Данный тип хоботка можно обозначить как сирфоидный. Нектарофаги имеют более длинный и тонкий хоботок, его относительная длина более 24 %; лабеллумы узкие и длинные, расположены косо по отношению к главной оси хоботка или даже вдоль нее. Этот тип хоботка можно назвать еристалоидным.

Связь отдельных видов сирфид с конкретными таксонами растений неустойчивая, что обусловлено отчасти краткостью периода цветения большинства растений относительно периода лета имаго. Однако в зависимости от предпочтения цветков древесных или травянистых растений, мух-журчалок можно разделить на дендробионтов и хортобионтов. Данное деление не сопряжено с какими-либо морфологическими характеристиками, но некоторые более или менее крупные таксоны нередко целиком принадлежат к одной из этих групп.

Таким образом, учитывая особенности питания сирфид и их морфологии выделено 6 основных типов морфо-экологических или жизненных форм:

1. Специализированные поллинофаги – представители родов Melanostoma, *Platycheirus,* известные как постоянные потребители пыльцы ветроопыляемых трав, имеют короткий хоботок сирфоидного типа, его относительная длина составляет около 14%.

Наиболее посещаемыми растениями являются горчичник крымский, Тмин рассеченнолистный, Порезник кавказкий, Бедренец камнеломковый.

2. Факультативные дендробионтные поллинофаги (многие представители триб Milesiini и Pipizini) имеют короткий хоботок сирфоидного типа, его относительная длина 14–20%; предпочитают питаться на шиповнике и других древесных растениях с крупными цветками и доступными пыльниками. Посещаются такие растения, как черемша обыкновенная, борщевик сосновского, шиповник обыкновенный, боярышник пятипесчатый и.т.д.

3. Факультативные хортобионтные поллинофаги (многие представители триб Syrphini и Cheilosiini) имеют хоботок сирфоидного типа, его относительная длина составляет 16-24%; питаются преимущественно на травах, нередко употребляют пыльцу полыни и лебеды, скабиоза бледно-желтая, головчатка гигантская.

4. Факультативные хортобионтные нектарофаги (большинство Eristalmi, некоторые Cheilosiini, Syrphini, Melanosto-matini) имеют хоботок еристалоидного типа, его относительная длина 24–38%; предпочитают питаться на травянистых растениях, богатых нектаром (зонтичные, сложноцветные). Крестовник одуванчиколистный, Пупавка крупноязычковая, Козлобородник злаколистный, Козлобородник сетчатый. Горчичник крымский, Тмин рассеченнолистный.

5. Факультативные дендробионтиые и нектарофаги (некоторые представители триб Milesiini и Eristalini) имеют хоботок еристалоидного типа, его относительная длина 27-43%; питаются в основном на цветках древесных растений: жимолости, клена, сирени и пр.

6. Специализированные нектарофаги (виды из родов Rhingia, Lycastrirhyncha и Lycastris) имеют клювовидно-вытянутое в нижней части лицо и тонкий хоботок, относительная длина которого превышает 50 %; питаются почти исключительно нектаром (более 90 %) из цветков с длинным, трубкообразным венчиком (бальзамин, повой, сердечник, гвоздика, жимолость и др.).

По своей биологии личинки Syrphidae поразительно разнообразны. По образу жизни (Штакельберг, 1953, 1958) могут быть разбиты на несколько биологических групп:

1) Syrphidae, личинки которых – хищники, питающиеся тлями, листоблошками (Psyllidae), реже мелкими гусеницами бабочек и другими насекомыми с нежными кожными покровами (роды Syrphus, Scaeva, Sphaerophoria, Melanostoma, Platychirus, Paragus, Pipiza);

2) Syrphidae, личинки которых обитают в воде и питаются по преимуществу детритом (виды родов Eristalis, Myiatropa, Helophilus и близких им, а также родов Chrysogaster, Sphegina, Neoascia);

3) Syrphidae, личинки которых поедают живые ткани травянистых растений (виды родов Cheilosia, Eumerus, Merodon и др.);

4) Syrphidae, которые в фазе личинки связаны с древесной растительностью; их личинки обитают под корой, в дуплах или в древесине гниющих деревьев (роды Mallota, Criorrhina, Xylota, Spilomyia, Temnostoma и др.); к этой группе биологически близки виды журчалок, в фазе личинки питающиеся вытекающим соком деревьев (Brachyopa);

5) Syrphidae, личинки которых обитают в гнездах общественных перепончатокрылых – ос и шмелей, в почве (Voluceild) или муравьев в древесине (Microdon);

6) немногие виды Syrphidae, в фазе личинки связанные с навозом.

От связи личинок Syrphidae с тем или иным субстратом до известной степени зависит и распределение взрослых мух, однако значительная часть большинства видов данного семейства во взрослой фазе вносит известные коррективы в это распределение; этим обусловлена значительная диффузность распределения большинства видов журчалок по территории. Такие слабые летуны, как представители родов Sphegina, Neoascia и некоторых других, и во взрослой фазе концентрируются обычно в местах своего выплода.

Таким образом, принадлежность мух-журчалок к различным морфоэкологическим или жизненным формам позволяет им занимать разные ниши питания и избегать межвидовой конкуренции из-за пищи.

БИБЛИОГАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Акопян Ш.Заметка о некоторых личинках стрекоз окрестностей Еревана // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. – 1939. – № 9. – С. 55-56.
2. Акромовский Н.Н. Стрекозы из Нахичеванской республики // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. – 1939. – № 9. – С. 47-53.
3. Акромовский Н.Н. Фауна стрекоз Советской Армении // Зоол. сб. АН Арм. ССР. – Ереван. – 1948. – Вып. 5. – С. 117-186.
4. Акромовский Н.Н. Систематический обзор животных Кавказского перешейка. Стрекозы – Odonata // Животный мир СССР. Горные области европейской части СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958а. – Т. 5. – С. 457-463.
5. Акромовский Н.Н.Личинки стрекоз Onychogomphus flexuosus (Schneider) (Ins., Odonata, Gomphidae) // Изв. АН АрмССР. – 1958. – Т. 11, № 5. – С. 87-90.
6. Акромовский Н.Н. К вопросу о целях охраны малочисленных исчезающих видов насекомых и беспозвоночных животных вообще // Тез. докл. II совещ. об охране насекомых. – Ереван, 1975а. – С. 18-20.
7. Акромовский Н.Н. Некоторые особо интересные виды стрекоз Кавказа и Закавказья и предложения об их охране // Там же. – 1975б. – С. 14-17.
8. Акромовский Н.Н. О типах фауны и биогеографическом районировании (на примере современной фауны моллюсков и стрекоз Арм.ССР) // Тез. докл. VI Всесоюз. зоогеогр. конф. – 1975. – С. 6-7.
9. Александровская И. В., Ерамов Р.А., Игнатьев Г. М. и др. Физическая география частей света. – М., 1963. – 547 с.
10. Артоболевский Г.В. Стрекозы Дагестана // Рус. энтомол. обозрение. – 1929. – Т. 23, № 3/4. – С. 225-240.
11. Артоболевский Г.В. К экологии Теберды // Работы Севк.-Кавк. гидробиол. станции. – 1930. – Т. 3. – С. 133-146.
12. Бартенев А.Н. Odonata Карской экскурсии // Тр. Студ. кружок для исследования русской природы при Моск. ун-те. – 1909. – Т. 4. – С. 63-73.
13. Бартенев А.Н. К фауне Odonata Кубанской области // Рус. энтомол. обозрение. –1910, № 10, вып. 1/2. – С. 27-38.
14. Бартенев А.Н. О коллекции стрекоз Кавказского музея // Изв. Кавк. музея. – 1912а. – Т. 7, вып. 1. – С. 107-116.
15. Бартенев А.Н. Сборы стрекоз в Закавказье летом 1911 г. // Работы лаб. зоол. кабинета Варшав. ун-та. –1912б. – С. 132-161.
16. Бартенев А.Н. Стрекозы Кавказских Минеральных Вод // Рус. энтомол. обозрение. – 1915. – Т. 15, вып. 4. – С. 604-612.
17. Бартенев А.Н. Заметки острекозах окрестностей Сигнаха Тифлисской губернии // Рус. энтомол. обозрение. – 1916а. – Т. 16, № 3/4. – С. 343-345.
18. Бартенев А.Н. Одонатологические экскурсии 1916 г. в окр. Ростова-на-Дону // Рус. энтомол. обозрение. – 1916б. – Т. 16, № 3/4. – С. 319-327.
19. Бартенев А.Н. Стрекозы Нальчика Терской области // Изв. Кавк. Музея. – 1918. – Т. 11, вып. 3/4. – С. 228-244.

20. Бартенев А.Н. Заметки о стрекозах Закавказья // Изв. Кавк. Музея. – 1919. – Т. 12. – С. 196-199.
21. Бартенев А.Н. Список стрекоз Ставропольской губернии // Там же. – 1921. – С. 144-151
22. Бартенев А.Н. К одонатофауне Кавказских гор // Бюл. Гос. музея Грузии. – 1924. – Т. 2. – С. 28-86.
23. Бартенев А.Н. Odonata окрестностей гор Тифлиса и других мест Грузии // Там же. – 1928. – Т. 5. – С. 65-86.
24. Бартенев А.Н. Новые данные о стрекозах Закавказья, Персии и Туркестана // Рус. энтомол. обозрение. – 1929. – Т. 23, № 1/2. – С. 124-131.
25. Бартенев А.Н. О весенней и осенней одонатофауне Грузии и других мест Закавказья // Бюл. музея Грузии. – 1930а. – Т. 6. – С. 85-96.
26. Бартенев А.Н. К вопросу о зимовках imago стрекоз // Рус. зоол. журн. – 1930 б. – № 10, вып. 1. – С. 65-92.
27. Бартенев А.Н. Опыт биологической группировки стрекоз европейской части СССР. Ч. 1 // Рус. зоол. журн. – 1930 в. – Т. 10, вып. 4. – С. 57-131.
28. Бартенев А.Н. Опыт биологической группировки стрекоз европейской части СССР. Ч. 2 // Рус. зоол. журн. – 1932. – Т. 11, вып. 1. – С. 3-60..
29. Белышев Б.Ф. Некоторые особенности вертикального распространения стрекоз в горах Алтая // Природа и природные ресурсы Алтайского края. – Бийск, 1959. – С. 114-115.
30. Белышев Б.Ф. Вертикальные пределы распространения стрекоз в горах Алтая // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40, вып. 7. – С. 1103-1104.
31. Белышев Б.Ф. К фенологии стрекоз (Odonata) в Южном Прибайкалье и некоторые общие вопросы развития фауны // Сезонная и вековая динамика природы / Бюл. Вост.-Сиб. фенолог. комис. – Иркутск, 1963. – 57-66.
32. Белышев Б.Ф. Распределение стрекоз по различным типам водоемов Верхнего Приобья и некоторые вопросы профилактики простогонимоза птиц // Изв. СО АН СССР. Сер. Биол.-мед. наук. 1964, № 8, вып. 2. – С. 131-139.
33. Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. О зоогеографических соотношениях в районе Кавказского хребта // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. – 1983. – Вып. 1. – С.85-89.
34. Белышев, Харитонов, Борисов и др. Фауна и экология стрекоз. – Новосибирск: Наука. Сиб. от-ние, 1989. – 207 с.
35. Бенинг А.Л., Попова А.Н. Материалы по гидробиологии р. Занге от истока до г. Еревана // Тр. Севанской гидробиол. станции. – 1947. – Т. 8. – С. 5-75.
36. Березина Н.А. Питание личинок стрекоз из подотряда Anizoptera // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1947. – Т. 52, № 6. – С. 21-32.
37. Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология: Учебник для университетов и сельхозвузов. – 3-е изд., доп. – М.: Высш. школа, 1980. – 416 с.

38. Богачев А.В. Стрекозы, собранные в Кахском районе АзССР // Тр. Азерб. фил. АН СССР. Сер. зоол. – 1937. – Т. 20. – С. 33-44.
39. Богачев А.В. Животный мир Азербайджана. – Баку, 1951. – С. 275-278.
40. Браунер А. Заметки о стрекозах (Odonata) // Рус. энтомол. обозрение. – 1903, № 2. – С. 89-91.
41. Виноградов П. Дополнение к списку ставропольских стрекоз // Изв. Ставропол. энтомол. об-ва. – 1926. – Т.2. – С. 41-43.
42. Виноградов П. Заметки о стрекозах // Изв. Ставропол. энтомол. об-ва. – 1928. – Т. 4, вып. 4. – С. 50.-52.
43. Воронов А. Г. Биогеография. – М., 1963.
44. Городков К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства // Энтомол. Обозрение. – 1986. – Т. 65, вып. 1. – С. 81-89.
45. Дарлингтон Ф. Зоогеография: Пер. с англ. / Под ред. Н. А. Гладкова. – М., 1966.
46. Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. К экологии и биологии личинок стрекоз степной зоны Кабардино-Балкарии // Акт. пробл. хим., биол. и экол. в Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ): Тез. докл. науч.-практ. конф. – Нальчик, 1997. – С. 99-101.
47. Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. Личинки стрекоз как модельный объект организации экологического мониторинга водных и околоводных экосистем Центрального Кавказа // Экология и охрана окружающей среды: Тез. докл. IV Межд. и VII Всерос. науч.-практ. конф. – Рязань, 1998а. – С. 46-47.
48. Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. К экологии и биологии личинок стрекоз предгорной зоны Кабардино-Балкарии // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Тез. докл. XI междунар. науч.-практ. конф. – Краснодар, 1998. – С. 151-152.
49. Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. Возможности адаптаций стрекоз к различным условиям обитания в высотных территориях Кабардино-Балкарии // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Тез. докл. XII межресп. науч.-практ. конф. – Краснодар, 1999. – С. 116-117.
50. Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. Влияние экологических факторов среды на население личинок стрекоз в водоемах Центрального Кавказа // Там же, 2000. – С. 145-147.
51. Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. Кавказ как один из средиземноморских центров биоразнообразия стрекоз // Биологическое разнообразие Кавказа: Мат. III Межд. конф. – Нальчик, 2001а. – С. 101-103.
52. Кетенчиев Х.А Козьминов С.Г. Личинки стрекоз (Odonata) Кавказа. – Нальчик: Каб.-Балк. ун-т, 2001. – 93 с.
53. Кетенчиев Х.А., Харитонов А.Ю. Определитель стрекоз Кавказа. – Нальчик: Каб.-Балк. гос. ун-т, 1998. – 119 с.

54. Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г., Попова О.Н., Гогутлова З.М. Возрастные группы вида Anax imperator (Odonata, Aeschnidae) в Кабардино-Балкарии // Вест. Каб.-Балк. гос. ун-та. Сер. биол. – Нальчик, 1999. – Вып. 3. – С. 112-115.
55. Кетенчиев Х.А., Харитонов А.Ю. Стрекозы Средиземноморья. – Нальчик, 1999. – 116 с.
56. Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А. Распространение и некоторые стороны жизни, экологии и биологии личинок стрекоз Кабардино-Балкарии // Вест. Каб.-Балк. гос. ун-та. Сер. биол. – Нальчик, 1997. – Вып. 2. – С. 15-17.
57. Козьминов С.Г., Попова О.Н. Материалы к биологии стрекозы Anax imperator на Северном Кавказе // Сб. науч. труд. мол. ученых. – Нальчик, 1998. – С. 70-72.
58. Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А. Видовой состав стрекоз в равнинной, предгорной и горной зонах Кабардино-Балкарии // Экология и охрана окружающей среды: Тез. докл. IV Межд. и VII Всерос. науч.-практ. конф. – Рязань, 1998а. – С. 46-47.
59. Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А. Влияние высотной поясности на биоразнообразие личинок стрекоз Кабардино-Балкарии // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Тез. докл. XI межресп. науч.-практ. конф. – Краснодар, 1998. – с . 151-152.
60. Козьминов С.Г., Гогузоков Т.Х., Гогутлова З.М. Влияние некоторых факторов среды на распрострвнение личинок стрекоз Кабардино-Балкарии: Тез. докл. Севк.-Кавк. научн. конф. "Перспектива-99". – Нальчик, 1999. – С. 249-250.
61. Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А. Личинки стрекоз как биоиндикаторы водных экосистем // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий / Тез. докл. XII межресп. науч.-практ. конф. – Краснодар, 1999. – С. 115-116.
62. Козьминов С.Г. Кетенчиев Х.А. Изменчивость морфологических параметров личинок стрекоз как приспособительный механизм к факторам среды // Там же, 2000. – С. 147-149.
63. Козьминов С.Г. Высотные группы личинок стрекоз (Odonata) Центрального Кавказа // Акт. пробл. современной науки: Тез. докл. науч. конф. – Ч. 2, биол. и мед. науки, экол. – Самара, 2000. – С. 54.
64. Козьминов С.Г. Личинки стрекоз (Insecta, Odonata) Кабардино-Балкарии // Автореф.канд. дис… биол. наук. – Новосибирск, 1999. – 19 с.
65. Козьминов С.Г. Кетенчиев Х.А Моделирование роста стрекоз на преимагинальных стадиях // Биология-наука 21-го века / Мат. 5 Пущинской конф. мол. ученых. – Пущино, 2001а. – С. 329-330
66. Козьминов С.Г. Кетенчиев Х.А. Преимагинальные возрастные стадии и группы личинок Coenagrion puella L. (Odonata, Coenagrionidae) на Северном Кавказе // Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа: Тез. докл. рег. науч. конф. – Нальчик, 2001б. – С. 39-42

67. Колосов Ю.М. Дополнение к фауне Odonata Кубанской области // Рус. энтомол. обозрение. – 1915. – Т. 15, № 3. – С. 468.
68. Колесов В.Г. Экология Odonata Московской губернии // Зап. биол. Ст. в Большеве. – 1930. – Т.4. – С. 59-129.
69. Крыжановский О. Л. К вопросу о предмете зоогеографии и методах зоогеографических исследований // Журн. общ. биол. – Вып. 4. – Т. 37, 1976.
70. Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки // Комаровские чтения. – М.-Л: АН СССР, 1962. – Т. 15. – С. 1-169.
71. Лопатин И.К. Основы зоогеографии. – М.: Выш. школа, 1980. – 200 с.
72. Мазохин-Поршняков Г.А. Механизмы цветоразличения у насекомых // Бионика: Итоги науки и техники ВИНИТИ АН СССР.– М., 1973. – Т. 1. – С.126-162.
73. Мокрушов П.А. Зрительные стимулы в поведении стрекоз. I. Охота и посадка у стрекозы четырехпятнистой (Libellula quadrimaculata L.) // Вест. зоологии. – 1972. – № 4. – С. 46-51.
74. Определитель насекомых / Под ред. И.Н. Филипьева и Д.А. Оглоблина. – М.: ОГИЗ, 1933. – 820 с.
75. Попова А.Н. Odonata, собранные Сев.-Кавказской гидробиологической станцией в 1921-1923 и 1925 гг. // Работы Сев.-Кавк. гидробиол. ст. – 1928. – Т. 2, вып 2/3. – С. 120-123.
76. Попова А.Н. Личинки стрекоз Epallage fatime (Charp.) среди донных обитателей реки Занги // Тр. Севанской гидробиол. ст. – 1947. – Т. 8. – С. 77-86.
77. Попченко В.И. Потребление малощетинковых червей рыбами и беспозвоночными // Вопр. ихтиологии. – 1971. – Т.1, № 1. – С. 96-102.
78. Радде Г.И. Коллекции Кавказского музея. I. – Тифлис, 1899. – 540 с.
79. Рязанова Г.И., Мазохин-Поршняков Г.А. Поведение как механизм оптимизации репродукции у насекомых (на примере стрекоз) // Успехи соврем. биологии. – 1984. – Т. 98, вып. 3. – С. 451-463.
80. Ульянин В. Материалы для энтомологии губерний Московского учебного округа. Вып. 2. Список сетчатокрылых и прямокрылых насекомых // Изв. Импер. о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. –1869. – Т. 6, вып. 2. – 120 с.
81. Францевич Л.И. Нейроны зрительных долей, чувствительные к видимому движению, у пластинчатоусых жуков // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. – 1969. – Т. 5, № 6. – С. 577-582.
82. Францевич Л.И., Пичка В.Е. Размеры бинокулярной зоны поля зрения у насекомых // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. – 1976. – Т. 12., № 5. – С. 461-465.
83. Харитонов А.Ю. Бореальная одонатофауна и экологические факторы географического распространения стрекоз // Автореф. дис… докт биол. н.. – М., 1991. – 34 с.
84. Шенгелия Е.С. Стрекозы (Odonata) Грузии // Тр. ин-та зоологии АН СССР. – 1953. – Т. 11. – С. 147-165.

85. Шенгелия Е.С. Стрекозы (Odonata) в фауне высокогорья Большого Кавказа в Грузии // Фауна высокогорья Большого Кавказа в пределах Грузии. – Тбилиси, 1964. – С. 15-19.
86. Шенгелия Е.С. Стрекозы – Odonata // Фауна беспозвоночных Триалетского хребта. – Тбилиси, 1966. – С. 37-41.
87. Штакельберг А.А. Палеарктические виды рода Orthoneura Macq. (Diptera, Syrphidae) // Энтомол. обозр. – 1953. – Т. 33, вып. 2. – С. 342-357.
88. Штакельберг А. А. Краткий обзор палеарктических видов рода Spilomyia Mg. (Diptera, Syrphidae) // Энтомол. обозр. – 1958. – Т. 37, вып 4. – С. 759-768.
89. Akramowski N.N., Schengelia E.S. Neue angaben uber Cordulegaster mzymlae Barteneff, 1930 (Odonata, Cordulegasteridae) // Dtsch. entomol. Z. (NF). – 1967. – Bd. 14, № 3/4. – s. 313-323.
90. Beutler H. Odonaten aus dem Kaukasus und Transkaukasien (Georgische SSR, UdSSR) // Notulae Odonatolodgicae. – 1987. – Vol. 2, № 9. – p. 137-139.
91. Corbet Ph.S. Environmental factors influencing the induction and termination of diapause in the emperor dragonfly, Anax imperator Leach (Odonata: Aeschnidae) // J. Expti Biol. – 1956.– VoL 33, N 1. – P. 1-14.
92. Corbet Ph.S. The Life-History of the Emperor Dragonfly Anax imperator Leach (Odonata, Aeschnidae) // J. Animal Ecol. -1957. – Vol. 26, N 1. – P. 1-68.
93. Hagen H. Odonates de la Russie. Etud. Entomol. Red. Motschulsky, V. Helsingfors, 1856. – P. 52-59.
94. Horridge G.A. Unit studies of the retina of dragonflies // Z. vergleichende Physiol – 1969. – Vol. 62, № 1. – P. 1-37.
95. Kolenati F.A. Insecta Caucasi // Meietemata Entomologica. -Petropoli, 1846. - Vol. 5, -p. 113-115.
96. Lavoie-Dornik J, Pilon J.-G., A1i M.-A., Mouze M. Revue critique la vision chez les odonates: electrophysiologie// Rev. Canad. BioL – 1981. – VoL 40, № 3. – P. 287-304.
97. Meinertzhagen L.A., Menzel R., Kah1e G. The identification of spectral Receptor Types in the Retina and Lamina of the Dragonfly Sympetrum rubicundulum // J. Compal. Physiol. – 1983. – A 151, № 3. – P. 295-310.
98. Pritchard G. The prey of dragonfly larvae (Odonata: Anisoptera) in ponds in northern Alberta // Canad. J. Zool. – 1964. – Vol. 42. – P. 785-800.
99. Selys Longchams Ed. Odonates de L′ Asia mineure et revision de ceux des auters parties de la fauna dute europiene // Ann. Soc. Entom. Belgique. – Bruxelles, 1887. – Bd. 31. – P. 113-115.
100. Thompson D. Towards a predator-prey model incorporating age structures: the effects of predator and prey size on the predation of Daphnia magna by Ischnura elegans // J. Anim. Ecol. – 1975. – Vol. 44, № 3. – P. 907-916.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

ГЛАВА I. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ (ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ) 10

ГЛАВА II. ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СТРЕКОЗ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ 21

ГЛАВА III. ОБЗОР ФАУН СТРЕКОЗ И СИРФИД 26

ФАУНА СТРЕКОЗ 27

ФАУНА СИРФИД 38

Г ЛАВА IV. ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ СТРЕКОЗ И СИРФИД 69

Экология и биология стрекоз 69

Трофические связи мух-сирфид 95

ЛИТЕРАТУРА 101

УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

Кетенчиев Хасан Алиевич
Козьминов Сергей Геннадьевич
Гогузоков Тимур Халифович

НАСЕКОМЫЕ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ (БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЗООГЕОГРАФИЯ)

ЧАСТЬ I. СТРЕКОЗЫ (ODONATA) И МУХИ-СИРФИДЫ (DIPTERA; SYRPHIDAE)

Редактор ***Л.П. Кербиева***
Компьютерная верстка ***Е.Х. Гергоковой***

Изд. лиц. Серия ИД 06202 от 01.11.2001.
В печать 16.12.2002. Формат 60x84 $^{1}/_{16}$.
Печать трафаретная. Бумага газетная. 6.28 усл.п.л. 6.0 уч.-изд.л.
Тираж 100 экз. Заказ № ________.
Кабардино-Балкарский государственный университет.
360004, г. Нальчик, ул.Чернышевского, 173.

Полиграфическое подразделение КБГУ.
360004, г. Нальчик, ул. Чернышевского, 173.